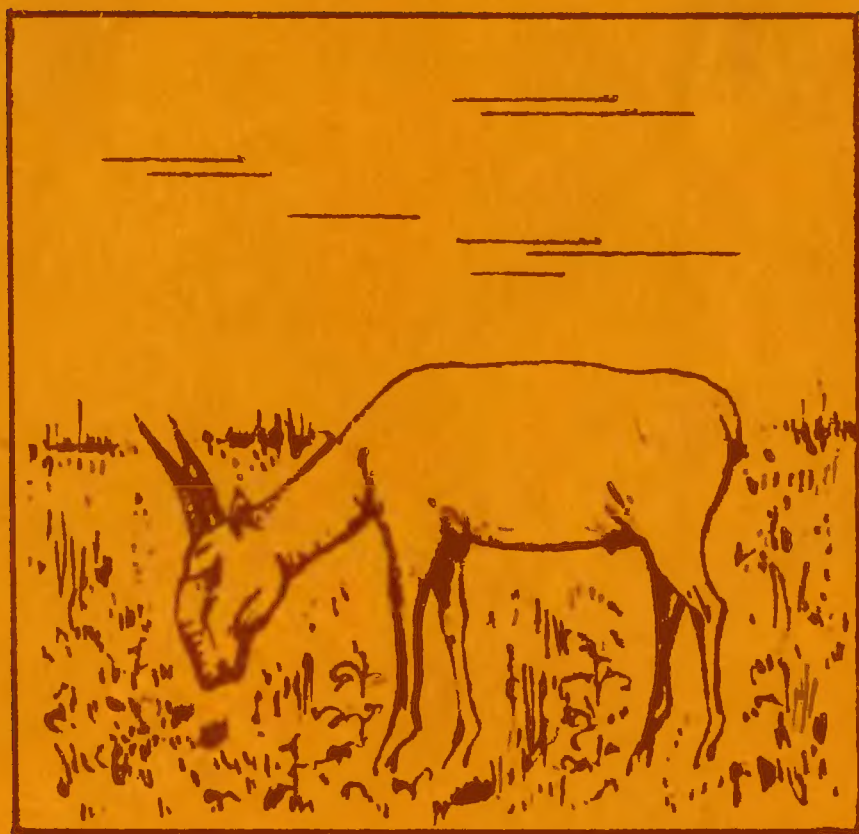


VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM



ФИТОФАГИ В РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ
ЖИВОТНЫХ ИМ. А. Н. СЕВЕРЦОВА

ФИТОФАГИ В РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА 1980

Фитофаги в растительных сообществах.— М.: Наука, 1980, 167 с.

В книге характеризуются теоретические закономерности взаимодействия растительноядных животных и растительности. Описывается деятельность главнейших групп фитофагов: листогрызущих и древоядных насекомых, диких млекопитающих, домашнего скота. Обсуждается воздействие фитофагов на состояние и продуктивность растительных сообществ, а также зависимость популяций самих фитофагов от состояния и продуктивности растительности. Рассматриваются хозяйственные аспекты данной проблемы.

Сборник рассчитан на экологов, ботаников, зоологов, лесоводов.

Ответственный редактор
академик В. Е. СОКОЛОВ

Ф_{21008—525}
055(02)—80 547—79, кн. 2. 2 005 000 000

© Издательство «Наука», 1980 г.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Среди различных форм взаимодействия животных и растений наибольший интерес представляют их трофические связи, от которых зависит благополучие как животных — потребителей растительности, так и растений, испытывающих трофическое давление фитофагов. Характеристике именно этих взаимоотношений посвящены статьи данного сборника.

До настоящего времени изучение трофических взаимосвязей животных и растений не достигло того уровня знаний, которое свойственно, например, разделу экологии, изучающему отношения «хищник — жертва». Лишь применительно к пастбищному и лесному хозяйству, где знание трофических связей между пастущимися сельскохозяйственными животными и травостоем, между лесными вредителями и деревьями имеет важнейшее хозяйственное значение, они оказались относительно более изученными. Тем не менее и в этом случае узкий практический интерес не позволял выявить теоретические закономерности, свойственные данным взаимоотношениям.

Попытка восполнить данный пробел предпринята в настоящем сборнике, статьи которого характеризуют трофические взаимодействия животных и растительности на отдельных наиболее изученных примерах. Часть этих статей касается хозяйственно важных животных (сельскохозяйственных пастбищных млекопитающих, лесных насекомых). В других работах освещаются менее известные отношения между дикими млекопитающими и их кормовой растительностью. В сборнике рассматриваются как закономерности воздействия животных на растительность, так и зависимость популяций самих животных от состояния кормовой растительности. Цель сборника — объединить разрозненные исследования, выполненные на различных экологических группах животных и растений и тем самым ближе подойти к раскрытию механизмов, управляющих как отдельными звеньями, так и функционированием биогеоценозов в целом.

В некоторых статьях сборника обсуждение материалов выходит за узкие рамки рассматриваемой проблемы. В частности, в статьях П. М. Рафеса, Б. Д. Абатурова, Г. В. Линдемана обсуждаются такие вопросы, как динамика численности животных, взаимоотношения «хищник — жертва» и т. д. Взаимоотношения хищников и их жертв во многом аналогичны трофическим отно-

шениям животных и растений, обладают многими общими чертами и их совместное рассмотрение позволит правильное понять их общие закономерности.

Материалы сборника касаются и конкурентных отношений между видами растений в отдельных фитоценозах. Эти отношения определяют характер реакции растительного сообщества на воздействие фитофагов, обеспечивают устойчивость сообщества и стабильность его продукционных возможностей. Эти особенности на примере лесных сообществ рассматриваются в одной из статей Е. Н. Иерусалимова.

В некоторых статьях излагаются материалы конкретного изучения роли отдельных фитофагов в продуктивности растительных сообществ. Это касается прежде всего статей Б. Д. Абатурова, М. В. Раковой, Т. А. Середневой о воздействии на растительность сусликов и сурков. Следует обратить внимание на эти работы и с методической стороны, поскольку подходы к изучению данной проблемы и приемы, примененные в этих работах, могут быть использованы в качестве методической схемы для исследований роли фитофагов в растительных сообществах.

Взаимодействию сельскохозяйственных животных и растительности посвящена статья Н. Т. Нечаевой. Большинство пастбищных исследований в настоящее время, как правило, являются достоянием лишь сельскохозяйственной науки и мало известны широкому кругу экологов. Статья Н. Т. Нечаевой знакомит читателя с состоянием этой отрасли знания применительно к пустынным пастбищам и отражает богатый опыт автора, посвятившей изучению пастбищных проблем не одно десятилетие. Многие теоретические выводы подобных работ, выполняемых применительно к сельскохозяйственным животным, вполне пригодны для характеристики взаимосвязей с растительностью и диких растительноядных животных.

За рамки теоретических обобщений выходит статья Г. В. Кузнецова, в которой на основе литературных и собственных данных автора освещается современное состояние и изученность такой хозяйственно важной проблемы как взаимодействие копытных и леса. Чрезвычайно возросшая в последние годы плотность диких копытных, прежде всего лосей, привела к конфликту между охотничьим и лесным хозяйствами. Решение этого противоречия возможно лишь на базе правильных теоретических представлений о закономерностях взаимоотношений фитофагов и растительности.

Статьи сборника не дают окончательного решения обсуждаемых проблем. Во многом авторы придерживаются противоположных взглядов на одни и те же явления. Тем не менее это оправдано, так как подведение промежуточных итогов и выявление противоречий во взглядах — важнейшее условие успешного развития любой отрасли науки.

В. Е. Соколов.

РЕАКЦИЯ ПАСТБИЩНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ВЫПАС СКОТА В ПУСТЫНЯХ СРЕДНЕЙ АЗИИ

Н. Т. Нечаева

Институт пустынь АН Туркменской ССР

Ландшафты пустынь, несмотря на резко выраженные экстремальные условия, обладают потенциально высокой биологической продуктивностью. Пустыни издавна используются человеком в качестве пастбищ для животных. Известно, что выпас скота оказывает мощное как положительное, так и отрицательное воздействие на растительность. Специфика этого воздействия заключается в том, что им можно управлять и регулировать его таким образом, чтобы достигать только положительного эффекта.

При оценке причин антропогенных изменений, вызываемых пастбищным использованием территорий, следует отделять влияние собственно пастбы животных от вырубки кустарников и полукустарников на топливо. Обычно эти факторы смешиваются, что служит причиной возникновения ложных представлений о вреде всякой пастбы скота для растительности.

Нежелательные изменения в растительном покрове (снижение урожайности пастбищ, превращение их из круглогодичных в сезонные) чаще всего происходят вследствие вырубки кустарников на топливо на огромных пространствах песчаной пустыни. Возле колодцев древесную растительность уничтожает население, обслуживающее животноводство, а вблизи крупных поселений, линий железных дорог, каналов заготовка крупных кустарников производится в плановом порядке. Рубка и корчевка кустарников в первую очередь является причиной быстрой деградации растительности и образования ее антропогенных вариантов.

Наши многолетние наблюдения за состоянием пастбищной территории, находящейся в хозяйственном пользовании, и специально поставленные широкие эксперименты по влиянию как различных пастбищных нагрузок, так и длительной охраны пастбищ от всякого воздействия позволяют сделать вывод, что умеренный выпас со сменой сезонов использования полезен для всех растений (за небольшим исключением) и пастбищ в целом. Длительное же отсутствие пастбы ведет к обеднению пустынных экосистем и снижению их продуктивности.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ, МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ХОЗЯЙСТВЕННЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТЕНИЙ И ПАСТБИЩ

СТРУКТУРА РАСТЕНИЙ И ПОЕДАЕМЫЕ ФРАКЦИИ

Домашний скот поедает годовичные побеги и некоторую часть двух-трехлетних веточек. У древесно-кустарниковых растений однолетние побеги составляют 6—20% всей надземной части. Например, у белого и черного саксаулов — 8%, у различных кандымов — 15, у эфедры — 20%. Полукустарники (астрагалы, смирновия, мавзолея) содержат 31—35% однолетних побегов. У полукустарничков удельный вес однолетних побегов колеблется в пределах 40 (полыни) — 65% (акантофиллум, конвольвулюс). Многолетние травянистые растения обладают небольшой многолетней частью, а у однолетников она отсутствует. Эти цифры позволяют судить о том, какую часть растений могут использовать травоядные животные при выпасе: она очень невелика у деревьев и крупных кустарников, больше у полукустарников, почти полностью могут съедаться многолетние и полностью — однолетние травы.

Характер подземных органов в значительной мере определяет устойчивость к выпасу. Глубокая, достаточно хорошо разветвленная корневая система кустарников способствует повторному отрастанию побегов после стравливания. Многие полукустарниковые растения, например виды полыни, смирновия, после весеннего стравливания вновь обрастают молодыми побегами. У многолетних трав строение корневых систем очень разнообразно, у большинства подземные органы в два-три, а иногда во много раз превышают надземные побеги (например, у самого распространенного кормового растения — осоки вздутой — корни и корневища в 18—25 раз больше по массе, чем надземные побеги). Эта биологическая особенность обуславливает хорошую отавность многолетников весной и устойчивость их к выпасу. Наиболее сильно отавная способность развита у осоки вздутой (песчаная пустыня) и у осоки толстостолбиковой (подгорные равнины). Только у некоторых многолетников, например у астрагалов, корневые системы слабо развиты, а надземные побеги велики и отлично поедаются, в связи с чем растения слабо противостоят выпасу. Однолетники большей частью съедаются полностью, их корневые системы очень слабы, и только в исключительно влажные весны они способны давать отаву, чтобы продлить свою вегетацию. От полного уничтожения при пастбе их защищает лишь многочисленность особей, высокая семенная продуктивность и ранние сроки усыхания уже весной.

Пустынные растения различаются большой продолжительностью вегетации, которая, кроме того, изменяется по сезонам года (табл. 1). Многие виды поедаются только во время вегетации, другие — лишь по окончании ее, в сухостое, а основную массу растений скот использует на пастбищах как в зеленом, так и в сухом состоянии.

Большинство древесных и полудревесных растений обладают очень продолжительным вегетационным периодом. У некоторых вегетация начинается еще зимой (в декабре) и заканчивается в ноябре, что обусловлено глубокой корневой системой и рядом адаптивных морфологических особенностей (микрофиллия, афиллия, ксероморфная структура).

Среди деревьев и кустарников преобладают виды с длительным периодом вегетации — с ранней весны до поздней осени. Наибольшее пастбищное значение из них имеют два вида саксаула. Несмотря на очень длительный период вегетации, саксаулы в небольшом количестве (в виде приправы к рациону) поедаются весной и летом и хорошо лишь осенью и зимой, по завершении основных фаз развития. Значительное число кустарников, особенно кандымы, вегетируют и поедаются скотом в течение второй половины весны и в начале лета.

Полукустарниковые растения по срокам вегетации делятся на следующие группы:

1) вегетирующие с ранней весны до поздней осени. Это полыни, которые поедаются скотом удовлетворительно (или плохо) во время вегетации и хорошо — по окончании ее и в сухостое;

2) вегетирующие с весны до осени солянки (кевреик, тетыр, бюргун), которые поедаются лишь по окончании вегетации, когда происходит определенная перестройка химических веществ. Процессам выщелачивания солей способствуют осадки;

3) вегетирующие и поедающиеся весной (астрагалы, смировия, вьюнки).

Большинство многолетних трав по ритму развития являются эфемероидами и их активная жизнедеятельность протекает только зимой и весной. Таковы представители семейств лилейных, осоковых с луковицами, клубнями, корневищами и другими запасными органами. Они поедаются в зеленом состоянии, а те из них, которые сохраняются в сухостое, как, например, осоки, в течение круглого года используются скотом на пастбищах. Многолетники с осенне-весенней вегетацией — сильно специализированные растения с ксероморфной структурой и мощной корневой системой, обитающие в особых экологических условиях, в частности, на барханных песках (селины, турнефорция, гелiotроп аргузиевый). Сроки поедаемости их различны: селины, из-за жесткости зеленых листьев, поедаются только в сухостое, зимой, особенно после выпадения осадков, а остальные виды — преимущественно в зеленом состоянии. Преобладающее число однолетни-

Таблица 1

Продолжительность вегетации различных типов жизненных форм растений Каракумов

Жизненная форма	Круглогодичная		Зимне-весенняя		Весенняя	
	число	%	число	%	число	%
Деревья	—	—	—	—	—	—
Кустарники	2	0,7	—	—	—	—
»	1	0,4	—	—	—	—
Полукустарники	1	0,4	—	—	—	—
»	10	3,6	—	—	—	—
Многолетние травы	—	—	14	5,1	25	9,0
Двулетние »	—	—	—	—	—	—
Однолетние »	—	—	80	28,8	—	—
Итого	14	5,1	94	33,9	25	9,0

ков характеризуется зимне-весенней вегетацией и ранними сроками усыхания (апрель — начало мая), за что и были названы эфемерами. Это виды, в основном, из семейств злаковых, крестоцветных, маковых, сложноцветных. Все эти однолетники отлично поедаются во время вегетации и хорошо в сухостое.

Меньшая половина однолетников вегетирует с весны до осени и основные фазы их развития проходят в жаркие сухие месяцы. Они представлены семействами маревых, молочайных. Поедаются хорошо только по окончании вегетации в осенне-зимний период.

Естественно, что особенности и сроки поедаемости растений имеют большое значение для сохранности пастбищ при их круглогодичном использовании.

Сроки вегетации и характер поедаемости в значительной мере определяют сезонность пастбищ. В зависимости от особенностей вегетации и поедаемости растений пастбища расцениваются как круглогодичные, весенние, осенне-зимние и т. д.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Пустынные растительные сообщества можно разделить на три основных типа:

1. Травянисто-крупнокустарниковые, в сложении которых участвуют почти все жизненные формы — крупные кустарники (саксаулы, кандымы), средние кустарники (кандымы, черкез), полукустарники (астрагалы, полыни), многолетние травы, однолетники (крупные летние однолетники, мелкие зимне-весенние однолетники — эфемеры). В этих сообществах надземные и под-

Весенне-раннелетняя		Весенне-летняя		Весенне-летне-осенняя		Всего	
число	%	число	%	число	%	число	%
—	—	1	0,4	1,4	5	5	1,8
3	1,1	10	3,6	13	4,7	28	10,1
—	—	—	—	3	1,1	4	1,4
6	2,2	4	1,4	3	1,1	14	5,1
—	—	7	2,5	8	2,9	25	9,0
—	—	12	4,3	9	3,2	60	21,6
—	—	1	0,4	1	0,4	2	0,8
31	11,2	15	5,4	13	4,7	139	50,2
40	14,5	50	18,0	54	19,5	277	100

земные органы растений, располагаясь на различном уровне, достаточно полно используют воздушную и почвенную среды. Высота крон достигает 3—4 м, а глубина корней — 10 м.

2. Травянисто-полукустарниковые сообщества, слагаемые полукустарничками, небольшим количеством летних и зимне-весенних однолетников. Надземные органы не превышают 50 см, а корни глубиной 1,5—2 м.

3. Травянистые сообщества, слагаемые низкорослыми многолетними и однолетними травами. Эти сообщества устроены наиболее просто. Надземные части растений высотой 25—40 см, а основная масса корней находится в слое почвы мощностью менее одного метра. Только отдельные, редко стоящие более крупные травы (ферулы, доремы) несколько разнообразят и усложняют строение растительного покрова.

Наиболее полно используют природные ресурсы среды и формируют большую фитомассу крупнокустарниковые сообщества, а наименее продуктивны — травянистые фитоценозы (табл. 2). Конечно, необходимо всегда учитывать и принимать во внимание густоту растительности, обусловленную различными факторами, в первую очередь антропогенными. Состав жизненных форм на пастбище (в сочетании со сроками вегетации и поедаемости) важен для определения сезонности: выпаса со значительным участием кустарников расцениваются как круглогодичные пастбища, с преобладанием полукустарничков — как осенне-зимние и реже как круглогодичные, а травянистые главным образом — как весенне-летние.

Таблица 2

Фитомасса и урожай кормов на пастбищах с различными биоморфами растений, ц/га (многолетние средние величины)

Пастбища	Надземная часть			Подземная часть	Вся фито-масса
	побеги текущего года (урожай)	много-летние части	итого		
Кустарниковые, Каракумы					
Haloxylon persicum — Carex physodes	4,73	32,81	37,54	43,19	80,73
Calligonum rubens — Mausolea eriocarpa — Carex physodes	5,12	20,89	26,01	48,10	74,11
* Полукустарниковые, Каракумы*					
Salsola gemmascens + Artemisia kemrudica — Gamanthus gamocarpus	4,50	28,02	32,52	18,73	51,25
Травянистые, предгорья, Бадхыз					
Carex pachystylis + Poa bulbosa	4,50	Нет	4,50	24,70	29,20

УРОЖАЙНОСТЬ ПАСТБИЩ

Максимальный урожай. Максимальная (полная) продукция (урожай) годовых побегов (Сочава и др., 1962; Нечаева, Антонова, 1970), вырастающих на определенной площади в течение года, суммируется из сезонных учетов урожая с единицы площади, причем включаются в итог наиболее высокие сезонные показатели, например урожай весенних трав по учету весной, кустарников — летом, полукустарничков (полыней, солянок) — осенью и т. д. В максимальный запас в известной мере включена отавность растительности, которая обычно в расчет не принимается при установлении емкости пастбищ. Оценка пастбищ по максимальному урожаю очень важна, несмотря на то, что выпасаясь в определенный сезон, скот может использовать лишь наличный запас корма, который всегда меньше полного. Тем не менее следует представлять полный (максимальный) урожай, который можно получить с гектара пастбищ в течение года, и стремиться так организовать хозяйство на пастбищах, чтобы использовать возможно большую часть максимального запаса кормов. Этого можно достигать плановыми перегонами скота на пастбищах по сезонам, путем стравливания одних и тех же участков в два сезона, если это не вредит сохранности пастбищ. Особенно большие возможности для рационального использования максимальной продуктивности пастбищ открываются при стравливании выпасов в постоянных огороженных загонах.

Таблица 3

Максимальный и сезонные урожаи (запасы) кормов и их флюктуации по годам и сезонам, ц/га

Пастбища	Средний максималь- ный уро- жай (ва- ловой)	Колебания урожая по годам	Весна		Лето		Осень		Зима		Пределы сезонных отклонений в течение года		
			вало- вой	поедае- мый	вало- вой	поедае- мый	вало- вой	поедае- мый	вало- вой	поедае- мый	валовой	поедаемый	
Кустарниковые, Каракумы													
Haloxylon persicum— Carex physodes, илаковые бело- саксаульники	4,73	3,0—7,5	3,3	2,6	3,9	1,4	3,3	1,6	1,6	1,0	3,9—1,6	2,6—1,0	
Calligonum rubens — Mausolea erioscapra — Carex physodes, ила- ковые кандымники	5,12	3,1—9,2	4,5	3,5	3,9	1,9	2,1	1,0	1,6	0,8	4,5—1,6	3,5—0,8	
Salsola arbuscula — Artemisia kamudica—Carex physodes, ила- ковые полынно-боялычники	4,60	2,0—8,6	3,9	2,8	3,6	2,3	2,4	1,1	1,7	0,9	3,9—1,7	2,8—0,9	
Полукустарниковые, Каракумы													
Salsola gemmascens — Artemisia kamudica — Gamanthus gamosag- rus, полынно-тетьровые с одно- летними солянками	4,50	2,2—10,5	2,0	0	4,3	0	4,0	2,2	2,8	1,7	4,3—2,8	2,2—0	
Травянистые, предгорья, Бадхыз													
Carex physodes + Poa bulbosa, мятlikово-осоковые	4,50	1,3—12,3	4,5	3,5	4,3	2,6	2,4	1,2	1,8	0,7	4,5—1,8	3,5—0,7	

ПОГОДИЧНЫЕ И СЕЗОННЫЕ ФЛЮКТУАЦИИ КОРМОВОГО ЗАПАСА

Средний полный урожай кормов на всех типах пастбищ довольно близок и составляет 4,5—5,1 ц/га, но колебания его по годам весьма значительны и на разных типах пастбищ в зависимости от состава биоморф неодинаковы (табл. 3).

Устойчивость пастбищной растительности против неблагоприятных природных факторов, проявляющаяся в постоянстве урожая кормов по годам, в значительной мере обусловлена размерами многолетней части в надземных органах растений или мощностью корневых систем. У кустарников (роды *Haloxylon*, *Salsola*, *Calligonum*) вес годовых побегов (урожай кормов) колеблется в пределах 50—180% от многолетней средней величины — 1,9 ц/га; полукустарничков (роды *Artemisia*, *Salsola*, *Anabasis*) — 50—260% при средней величине урожая 1 ц/га; весенних многолетних трав (илак) — 70—200%, при среднем урожае 4 ц/га; зимне-весенних однолетников (эфемеров) — 20—260%, при среднем урожае 0,5 ц/га; летних однолетников (роды *Salsola*, *Gamanthus*, *Halimolopxis*) — 10—520% от многолетнего среднего урожая 0,6 ц/га.

Эти отклонения в урожае различных жизненных форм служат причиной значительных колебаний урожая в целом на пастбищах. Неурожайные годы в Каракумах, где преобладают кустарниковые пастбища, наблюдаются в 26%, а в предгорьях с травянистыми выпасами — в 40% случаев.

Велики и сезонные изменения урожая на пастбищах, которые сопровождаются резким снижением питательности кормов от весны к зиме.

В неурожайные годы и в зимний период приходится подкармливать скот заготовленными или завезенными грубыми и концентрированными кормами.

МЕТОД РАСЧЕТА ВАЛОВЫХ И ПОЕДАЕМЫХ СЕЗОННЫХ ЗАПАСОВ КОРМОВ

При использовании растительного покрова в качестве пастбищ большое значение имеет такой показатель, как величина урожая и его сезонная динамика.

Размер максимального урожая зависит от погодных условий, разнообразия и густоты растительности на пастбищах. Валовой запас (урожай), кроме того, испытывает влияние сезонных особенностей пастбищных растений (побегов текущего года), нарастания и степени сохранности сухостоя.

Все корма, выросшие за год, практически не могут быть strawлены потому, что степень поедаемости растений в разные сезоны различна, а часть кормов неизбежно затаптывается при выпасе. Размер сезонного урожая в основном определяется и характером

Таблица 4

Сезонная динамика валового (урожая) и поедаемого запасов,
% от максимального запаса

Растение	Весна		Лето		Осень		Зима	
	вало- вой	поедае- мый	вало- вой	поедае- мый	вало- вой	поедае- мый	вало- вой	поедае- мый
Белый саксаул, <i>Haloxylon persicum</i>	60	$\frac{15}{40}$	100	$\frac{5}{50}$	85	$\frac{50}{70}$	50	$\frac{60}{80}$
Полынь кемрудская, <i>Artemisia kemrudica</i>	60	$\frac{30}{50}$	100	$\frac{25}{50}$	100	$\frac{40}{70}$	75	$\frac{50}{75}$
Тетыр, <i>Salsola gemmascens</i>	40	$\frac{0}{30}$	80	$\frac{0}{10}$	100	$\frac{35}{60}$	85	$\frac{50}{75}$
Илак, <i>Carex physodes</i>	100	$\frac{85}{30}$	85	$\frac{70}{25}$	45	$\frac{60}{20}$	35	$\frac{50}{20}$
Однолетние весенние злаки, <i>Bromus, Eremopyrum</i>	100	$\frac{70}{30}$	60	$\frac{60}{25}$	35	$\frac{60}{5}$	10	$\frac{60}{0}$
Однолетнее весеннее разнотравье, <i>Malcolmia, Nuphesium</i>	100	$\frac{60}{50}$	40	$\frac{60}{15}$	10	$\frac{60}{0}$	0	0

Примечание. Числитель — для овец; знаменатель — для верблюдов.

поедаемости растений в разные фазы вегетации растений и в различные сезоны года. Он неодинаков для различных видов скота, в частности, для овец и верблюдов.

На этом основании введено понятие «поедаемый запас кормов» и составлены таблицы расчета (в %) поедаемого запаса от валового урожая по видам растений (Морозов, 1940; Морозова, 1941; Нечаева и др., 1943), которые и используются для расчетов емкости пастбищ. Примеры пересчета, динамика валового запаса кормов (урожая) по сезонам и вычисления поедаемого запаса для некоторых видов растений даны в табл. 4, а полностью для большинства видов они имеются в приведенной литературе. В этой таблице графа «валовой запас» дает сезонные изменения кормозапаса (в %) от максимального; графа «поедаемый запас» показывает возможное к использованию количество корма (в %) от валового за данный сезон.

Зная участие в урожае различных видов, рассчитывается валовой и поедаемый запасы для пастбища в целом.

Расчет емкости пастбищ на основании величины поедаемого запаса обеспечивает оптимальную нагрузку и определенный остаток годовых побегов, что обеспечивает возобновление растений и нормальную урожайность пастбищ в последующем.

Необходимо принимать во внимание, что пастбища, отведенные совхозу, ферме, отаре, с учетом поедаемого запаса будут сохранены лишь в случае равномерного их использования.

ВЛИЯНИЕ ВЫПАСА НА ПАСТБИЩА

Пастьба скота оказывает заметное влияние на пастбищные растения и пастбища. Механизм этого воздействия различен. На растения влияет отчуждение части надземных органов (вегетативных и генеративных), что нарушает различные функции роста и развития, изменяет морфологическую структуру, физиологические функции надземных и даже подземных органов, ослабляет процессы возобновления и др. Велико воздействие выпаса на семенное возобновление растений. С одной стороны, объедание генеративных побегов снижает воспроизводительную способность растений, с другой стороны, затапывание семян способствует их сохранению от насекомых и нормальному прорастанию.

Пасущиеся животные воздействуют на почвенный покров. При слабом и умеренном выпасе это проявляется в некотором рыхлении поверхности, что является положительным фактором, а при чрезмерном — в разрушении почвенного покрова.

Выпас влияет и на процессы формирования рельефа, особенно в песчаной пустыне. Разрушение дернины илака дает начало выдуванию песка и образованию котловин.

В условиях аридного климата воздействие выпаса проявляется особенно резко в связи с тем, что более половины года большая часть травянистых растений и почвы находятся в сухом состоянии. Итак, выпас, являясь очень мощным фактором, оказывает как положительное, так и отрицательное воздействие на пастбища пустынь.

ВЛИЯНИЕ СТРАВЛИВАНИЯ НА РАСТЕНИЯ

У растений пустынь, в течение длительного времени подвергавшихся воздействию травоядных животных, в самой их структуре выработался ряд приспособлений к выпасу. Эти приспособления проявляются в строении надземных органов (сильно изогнутых, колючих — у кустарников), в расположении почек возобновления: базальное у полукустарников и приземное у трав; в способности побегов быстро возобновляться при объедании, в преобладании вегетативного размножения над семенным у многолетних трав и др.

На растения различных биоморф отчуждение части надземных органов влияет по-разному.

Кустарники. Поедаемой частью являются побеги данного года и двух-трехлетние одревесневшие веточки. Овцы поедают преимущественно однолетние веточки, а верблюды и более грубые, одревесневшие. Поэтому овцы у саксаулов используют осенью 50 и зимой 60%, а верблюды 70 и 80% годных к поеданию кормов. Верблюды сильнее объедают саксаул, при большой нагрузке этих животных на пастбища крона саксаула выглядит как бы подстриженной, растения приобретают «пастбищную форму». Сильное объедание кроны стимулирует пробуждение спящих по-

чек в нижней части кустов и усилению побегообразования. В результате кормовая масса не уменьшается в количестве, а по своему расположению становится доступнее для овец. Умеренный и даже сильный выпас способствуют обновлению кроны кустарников, а затапывание семян в песок — сохранению их от растаскивания и поедания насекомыми и хорошему прорастанию. В результате урожайность не снижается, а кормовая масса становится доступнее скоту.

Большое значение имеют и сроки использования кустарников. Представители семейства маревых (саксаулы, черкезы) хорошо поедаются только в осенне-зимний сезон по окончании вегетации. Кандымы, хотя и поедаются в зеленом состоянии, но коленчатая изогнутость их веточек препятствует полному поеданию всех побегов, значительная часть которых сохраняется и обеспечивает жизнь растения. Для семян кандымов совершенно необходима заделка их в песок, что и осуществляется при пастьбе. Кандым краснеющий на сильно эксплуатируемых пастбищах развивается лучше, дает больше поедаемых зеленых побегов и хорошо приспособился к выпасу, формируя низкорослые кусты. Если обычно кандым краснеющий произрастает в виде высокорослого кустарника до 2,5—3 м, то его пастбищная форма имеет высоту 1,0—1,2 м при диаметре около 3 м.

Отрицательно влияет выпас на всходы кустарников, при пастьбе всходы частично съедаются, а главным образом затапываются. Но учитывая большую продолжительность жизни кустарников для нормального возобновления популяции на природных пастбищах многочисленного подроста не требуется и сохраняющиеся всходы обеспечивают нормальную структуру популяций. На улучшаемых массивах, где зачастую растут только посеянные растения, всходы повреждаются скотом сильнее, а поэтому улучшаемые массивы в первые годы охраняют от выпаса.

Полукустарниковые растения. Наиболее распространены и имеют большое хозяйственное значение полыни и солянки. Весной, осенью и зимой овцы у полыни поедают преимущественно вегетативные побеги в нижней части куста. Генеративные побеги поедаются гораздо хуже, преимущественно зимой. Летом полынь овцами поедается плохо. У полыней весной используются 30 и осенью и зимой 40—50% пригодных к поеданию побегов (валового запаса). При умеренной нагрузке полынь удовлетворительно отрастает и хорошо возобновляется, при сильной — угнетается.

Верблюды поедают верхнюю половину кустиков полыни, используя весной 50, а осенью и зимой 75% урожая годовых побегов (валового запаса), частично съедают и многолетние мягкие у полыни побеги, особенно при сильной нагрузке.

Полукустарничковые солянки поедаются овцами и верблюдами осенью и зимой (тетыр, биюргун) и круглый год (кевреик). Овцы используют осенью и зимой 35—50% однолетних побегов (валового запаса), а верблюды до 75%. При высокой нагрузке

верблюды полностью объедают все побеги, растения становятся низкорослыми, практически не обсеменяются и не возобновляются. Умеренный выпас, особенно осенне-зимний, не угнетает полукустарниковые солянки.

Многолетники. Наиболее распространены и имеют большое хозяйственное значение два вида осок: осока вздутая (илак, ранг) в песчаной пустыне и осока толстостолбиковая (кара-илак, кара-баш) в предгорных лёссовой и глинистой пустынях, а также мятлик луковичный (кыртыч, конгур-баш). Овцы осоки поедают круглый год. Весной используют 85, в другие сезоны 50—70% урожая побегов (валового запаса). Верблюды едят осоки меньше, в пределах 20—30% урожая. Благодаря мощным подземным органам из корней и корневищ, в 15—20 раз превышающих по массе надземные побеги, осока обладает высокой отавной способностью в весенний сезон и хорошо противостоит выпасу. Умеренный выпас, особенно при пастбищеобороте, когда меняется сезон использования по годам и пастбище не ежегодно стравливается весной, не угнетает осоки. Но систематическое стравливание весной в два срока или с высокой нагрузкой за четыре-пять лет снижает урожай осок вдвое.

Отлично поедаемые многолетники, например астрагалы, не обладающие мощными корневыми системами и отличающиеся небольшой встречаемостью на пастбищах, даже при умеренной, но систематической весенней пастьбе исчезают с пастбищ.

Однолетники. Большое пастбищное значение имеют две группы однолетников: с зимне-весенней вегетацией (эфемеры) и однолетние солянки. Урожай весенних трав весной и летом используется на 60—70%, а в другие сезоны съедается 60% сухостоя. Поедаются овцами все побеги с генеративными органами.

Однолетние солянки поедаются по-разному: некоторые используются на 60% уже летом, и при сильной нагрузке число их быстро сокращается. Сочные солянки поедаются после прекращения вегетации осенью и зимой, когда используется 50—65% урожая, они меньше страдают от выпаса, так как успевают обсемениться, а затапывание в почву крупных плодов способствует их прорастанию.

Таким образом, умеренный выпас полезен для всех многолетников (за редким исключением) и особенно для кустарников и полукустарников, объедание части побегов способствует пробуждению ниже расположенных спящих почек и усилению ветвления в последующие годы. Для однолетников вреден только систематический весенний выпас, а при стравливании в другие сезоны года и при смене сезона использования в системе пастбищеоборота однолетники успевают обсемениться и их количество не уменьшается. Выпас скота — слабый и умеренный — обеспечивает затапывание семян на оптимальную для прорастания глубину и способствует хорошему возобновлению всех растений.

ЗАТАПТЫВАНИЕ РАСТЕНИЙ ПРИ ВЫПАСЕ

В литературе мы не нашли сведений о количестве затапываемого корма при пастьбе на природных пастбищах аридной зоны. Наши наблюдения показали, что какая-то часть кормов неизбежно портится — обламывается или затапывается при выпасе на пустынных пастбищах. Количество затапываемого корма зависит от состава жизненных форм растений, почвенного покрова и нагрузки поголовья. Кустарники и полукустарниковые растения практически не затапываются при пастьбе, обламывается небольшое число веток у саксаула, отличающегося хрупкой древесиной, осыпается некоторое количество зеленых и особенно сухих веточек у саксаула при объедании овцами кустов. Потери кустарниковых и полукустарниковых кормов в этой форме не превышают 1% от их запаса во все сезоны.

Больше всего затапываются при пастьбе весенние мягкие травы. При выпасе в песках весной зеленые травы, пригнутые и даже попавшие в песок, способны подниматься, особенно илак, и потеря их очень невелика. Летом сухие травы больше затапываются в песок, особенно однолетние злаки и разнотравье. В зависимости от интенсивности выпаса в песок летом затапывается и пропадает 3—7% сухостоя весенних трав (от их запаса на лето).

В значительном количестве затапываются в почву хрупкие побеги однолетних солянок (гамантус, галимокнемис), произрастающих на такыровидных почвах, если выпас производится в сырую погоду. При этом затапывается около 15% урожая, но зато крупные плоды этих солянок попадают в хорошие для прорастания условия.

ПАСТБИЩНЫЙ РАЦИОН ОВЕЦ

Для изучения суточного рациона пасущихся на пастбище овец нами была разработана специальная методика (Нечаева, 1954; Боровский, Нечаева и др., 1962). Эта методика предусматривает: характеристику пастбищ в отношении видового состава по сезонам года; изучение состава пастбищного рациона; определение питательности пастбищного рациона; установление количества корма, получаемого животным с пастбища; суточный хронометраж режима отары в целях выяснения времени, затрачиваемого на выпас.

Поскольку интенсивность поедания корма не всегда одинакова, наблюдения вели в разное время суток. Техника учета была такова: выбирали животное, пасущееся не в самой гуще отары, и подсчитывали число скусываний (щипков) корма за определенный отрезок времени в утренние, дневные и вечерние часы. Обычно учет вели два наблюдателя в течение 15 мин. в четырехкратной повторности. Зная продолжительность пастьбы в часах и

число скусываний, легко высчитать количество их за сутки. Для весового выражения пастбищного рациона проводили имитацию скусывания руками в пятидесятикратной повторности. Путем умножения веса скусываемой порции на число скусываний за сутки получали вес суточного рациона овцы.

При изучении пастбищного рациона на полынных полукустарничковых пастбищах Северо-Западного Туркменистана (колодец Терсакан) одной из задач было выяснение состава рациона и его питательности в первые и последующие дни выпаса на ограниченной площади.

Проведенные наблюдения показали, что поедаемость различных растений меняется по мере продолжительности стравливания пастбища. Особенно резко это проявилось при выпасе на ограниченном участке, так как животные сначала поедают наиболее «вкусные» растения и лишь потом другие, менее привлекательные виды.

В начале весеннего выпаса в рационе участвовало 42 вида растений и на первых местах по числу скусываний стояли: илак, лук песчаный, боялыч и ковыль. Полынь занимала лишь пятое место. По весовому соотношению первое место в рационе № 1 занимали: лук — 34%, второе — полынь 15%, третье — илак 9% и четвертое боялыч — 9%. Эти растения составляли основу рациона, остальные 24 вида дают в сумме 33% рациона, участвуя в нем от 0,05 до 6,62%. Виды, составляющие в рационе по весу менее 0,05%, в расчет не принимались и в рацион для определения питательности не включались.

При пастьбе на ограниченном участке такой рацион держится недолго, так как сочное разнотравье при хорошей поедаемости быстро стравливается, и животные вынуждены использовать другие растения, до того мало поедаемые. На третий день выпаса рацион изменяется, в рационе № 2 первое место как по числу скусываний, так и по съеденной массе занимает уже полынь — 53%, боялыч — второе место — 14%, на третьем месте стоит эфедра (хвойник двухколосковый) — 8%, илак передвигается на четвертое место — 6%. Рацион становится более выровненным по своей массе, ведущие 4 вида составляют 81% и лишь 19% приходится на прочие 30 видов, составляющие в рационе от 0,05 до 4,5% по весу. В дальнейшем до окончания выпаса существенных изменений в рационе не наблюдали.

Увеличение нагрузки на весенние пастбища изменяет состав пастбищного рациона в сторону увеличения в нем удельного веса полыни. При небольшой нагрузке рацион на 54% состоял из весенних сочных трав; увеличение нагрузки до 18 овце-дней снизило участие весенних трав до 17%, а взамен увеличилось поедание полыни (до 53%), кустарников и полукустарников. Питательность 100 кг корма рациона № 1 в пересчете на абсолютно сухое вещество составило 74 корм. ед. и 5 кг переваримого протеина, а № 2 — 63 корм. ед. и 6 кг переваримого протеина.

Летом в первые дни выпаса на полынных пастбищах в рационе № 1 преобладала отлично поедаемая солянка — гораниновия (саган) — 34%, затем полынь — 22% и илак — 10%. Сухостой весенних трав составлял только 13%.

В последующие дни в летнем рационе № 2 возросла доля боялыча до 21%, а участие гораниновии снизилось до 27% и сухостоя весенних трав до 6%. Оба летних рациона оказались близкими по своему составу, а также и по питательности: в 100 кг корма рациона № 1 содержится 52 корм. ед., а питательность рациона № 2 оценивается в 49 корм. ед. при 2,7 кг переваримого протеина.

В осенне-зимний сезон в рационе скота на полынных пастбищах преобладает полынь. В первом рационе полыни 51%, затем 22% кевреика, сухостой весенних трав составляет около 1,5%, остальные растения (всего 12) участвуют в количестве 0,3—7%. Рацион № 2 отличается еще большим поеданием полыни — 68%, а остальные виды остаются теми же и поедаются лишь несколько в меньшем количестве. Питательность зимних кормов оказалась низкой. В 100 кг абсолютно сухого корма рациона № 1 содержится 34 корм. ед. и только 1,23 кг переваримого белка. Рацион № 2 еще ниже по питательности — 30 корм. ед. и 1,3 кг переваримого белка. Последний рацион типичнее, так как при длительном использовании пастбищ овцы быстро съедают остатки весенних трав и остается однообразный рацион из полыни, кевреика и других более грубых растений (Боровский, Зиновьев, Нечаева, 1962).

Полынные пастбища пригодны для выпаса овец в течение круглого года. Годовая норма — около 7 га на голову. Большая площадь пастбищ расходуется летом, когда хуже поедается наиболее распространенная здесь полынь.

В песчаной пустыне (Юго-Восточные Каракумы, совхоз Равнина, колодец Кизылча-баба) на крупнокустарниковых саксаулово-илаковых пастбищах рацион овец изучался с целью установления доли участия в нем травянистых и кустарниковых кормов в различные сезоны.

Эти исследования показали, что основу пастбищного рациона во все сезоны составляют травы. Участие кустарниковых кормов весной и летом невелико — 13—25%, а осенью и зимой значительно — 33—48% (табл. 5).

Несмотря на довольно большое участие в рационе кустарников, с пастбища отчуждается при выпасе лишь незначительная часть годных к поеданию кустарниковых кормов: весной и летом используется 12—19%, а осенью и зимой 18—22% наличия кустарниковых кормов (табл. 6). Это обеспечивает сохранность кустарников при выпасе овец, поэтому в песчаной пустыне при нормировании нагрузки нужно учитывать в основном состояние травянистого покрова.

Рацион на саксаулово-илаковых пастбищах ухудшается по пи-

Таблица 5

**Состав суточного пастбищного рациона овец в различные сезоны
при умеренной нагрузке. Каракумы, 1941 г.**

Корм	Съедено кормов							
	весна		лето		осень		зима	
	кг	%	кг	%	кг	%	кг	%
Травянистые	1,8	75	2,0	87	1,6	67	1,3	52
Кустарниковые	0,6	25	0,3	13	0,8	33	1,2	48
Всего	2,4	100	2,3	100	2,4	100	2,5	100

Таблица 6

**Количество использованных кормов на саксаулово-илаковых пастбищах
в разные сезоны при средней нагрузке. Каракумы, 1940 г.**

Корм	Весна		Лето	Осень	Зима
	1-я половина	2-я половина			
Количество кормов, кг/га	215	353	364	308	222
травянистых	150	256	230	218	172
кустарниковых	65	97	134	90	50
Съедено кормов, кг/га	142	216	218	174	113
травянистых	135	192	200	145	89
кустарниковых	7	24	18	30	24
Использовано всех кормов, %	66	61	60	56	51
Соотношение использованных кормов, %:					
травянистых	95	88	91	82	73
кустарниковых	5	12	9	18	27

тательности от весны к лету в 3,5 раза, а самой высокой питательности достигает в первой половине весны, когда он состоит из молодых зеленых трав (Михеев, 1968).

Таким образом, нужно отметить, что рацион овец на пастбищах обусловлен видовым составом растений и их поедаемостью в разные сезоны. Он изменяется даже на одном и том же пастбище в зависимости от продолжительности стравливания выпасов: первое время рацион разнообразнее, он состоит из многих растений и лучше по питательности, а впоследствии становится однородным, в нем преобладает доминирующие на пастбище виды, питательная ценность становится ниже. Питательность пастбищного рациона снижается от весны к лету на всех пастбищах: на полынных — более чем вдвое, а на саксаулово-илаковых — в 3,5 раза.

ВЛИЯНИЕ ВЫПАСА НА ФИТОЦЕНОЗЫ

Нормы нагрузки. Испытание трех нагрузок (табл. 7) показало, что выпас с высокой нагрузкой угнетает растительность. Это происходит вследствие сильного объедания, вытаптывания растений, ослабления дернины илака и заделки семян на слишком большую глубину (до 5 см), неблагоприятную для их прорастания. Особенно плохо отражается на растительности интенсивный и повторный выпас в весенний сезон, когда растения стравливаются на ранних фазах вегетации. Нарушается формирование запаса пластических веществ у многолетников, плодоношение у однолетников и фотосинтетическая деятельность у вс трав.

Таблица 7

Соотношение групп растений и запас травянистых кормов при выпасе на саксаулово-илаковых пастбищах в Каракумах (средние по сезонам года) после использования в течение четырех лет с разной нагрузкой

Нагрузка на одну овцу в год	Осока (илак)		Злаки		Разнотравье		Всего		Урожай трав, кг/га	Снижение урожая, % от средней нагрузки
	число особей (побегов/м ²)	вес, г/м ²	число особей/м ²	вес, г/м ²	число особей/м ²	вес, г/м ²	число особей/м ²	вес, г/м ²		
Минимальная, 9 га	342	15,8	242	8,7	88	2,6	698	24,8	248	95
Средняя, 6 га	347	16,5	256	7,8	82	2,5	685	26,8	268	100
Максимальная, 3 га	243	12,7	343	8,0	93	2,3	679	20,3	203	72

Даже на хорошо закрепленных песках после использования в течение четырех лет с высокой нагрузкой происходит снижение урожая трав на 18% и проявляется угнетение илака. Вдвое снижается урожайность трав при высокой нагрузке весной, менее всего реагирует травянистая растительность на зимнее стравливание. Выпас с высокой нагрузкой, когда отчуждается 75% годичных побегов (кормов), ухудшает пастбища.

Умеренная и слабая нагрузки способствуют сохранности и высокой урожайности растительности; наиболее приемлема в хозяйстве умеренная нагрузка с использованием 65% ежегодного урожая.

В переводе на площадь для соблюдения умеренной нагрузки на крупнокустарниковых пастбищах песчаной пустыни требуется в год на одну голову 6 га, на полукустарничковых полынных и полынносолянковых пастбищах в гипсовой и глинистой пустынях — 4—7 га и на травянистых пастбищах предгорий — 3,5 га.

Бессменное сезонное стравливание. При весеннем стравливании происходит угнетение растительности из-за объедания растений на ранних фазах вегетации. Многолетники, особенно илак, не успевают накопить достаточный запас пластических веществ

в подземных органах, обеспечивающих высокую жизненность многолетних трав и нормальный рост побегов в будущем сезоне. Хорошо поедаемые однолетники съедаются раньше, чем созреют их семена, а поэтому они заменяются мелкими, плохо поедаемыми и даже вредными растениями. Последние плохо поедаются, рано обсеменяются, выпас способствует заделке их семян в почву, и они размножаются. Особенно много мелкого, мало полезного разнотравья (рогоглав пряморогий) появляется после длительного двукратного весеннего стравливания.

Наблюдения в совхозах подтверждают выводы эксперимента. На всех пастбищах, используемых систематически весной, снизился урожай и произошли нежелательные изменения в растительном покрове.

При летнем выпасе вскоре после обсеменения однолетников семена их затапываются в почву и впоследствии дружно прорастают. Это вообще положительное явление. Однако иногда злакам, в частности костру кровельному, летний выпас настолько благоприятен, что он, будучи более засухоустойчивым, вытесняет более ценные однолетники из разнотравья и даже многолетнюю песчаную осоку, ослабленную выпасом и повреждением ее дернины. Сам же костер, вследствие излишней загущенности, вырастает мелким, и в таком виде является плохим кормом. Хотя общее количество кормов не уменьшается, иногда даже увеличивается, качество корма снижается, так как злаки менее питательны и мало сохраняются в сухостое. Увеличение количества злаков является началом нежелательной перестройки травянистого покрова в песчаной пустыне.

Обследование летних пастбищ в совхозах песчаной зоны показало, что травостой здесь характеризуется обилием однолетних злаков и угнетенностью илака.

При осеннем, особенно зимнем выпасе, наблюдается уменьшение количества однолетников, вследствие поздней заделки в почву семян и ломки всходов. Это явление усиливается во влажную и теплую («вегетационную») зиму, когда пастьба производится по всходам. Постепенно выпадают однолетние солянки, систематически потребляемые скотом и не успевающие дать семена. Но основное кормовое растение — илак — развивается очень хорошо, так как развивается при незначительной конкуренции со стороны малочисленных однолетников и стравливается всегда после окончания вегетации. Таким образом, можно заключить, что осенний и зимний выпас не вредит осоке и не благоприятствует развитию однолетников. Отрицательным последствием систематического стравливания пастбищ зимой является однообразие травянистой растительности с преобладанием илака, поэтому и овцы на таких пастбищах получают однообразный пастбищный рацион.

Пастбищная территория с засоленными колодцами, которая используется постоянно зимой, характеризуется хорошим покро-

вом илака, однако характеризуется бедностью весенних однолетних трав, отлично поедаемых скотом.

Учтено также влияние двукратного стравливания в один вегетационный период — весной (в первую, а затем во вторую половину), а также весной и осенью. Двукратное использование выпасов неблагоприятно для растительности и угнетает ее. Через четыре года систематического двукратного стравливания даже на хорошо закрепленных песках количество травянистых кормов резко снизилось.

Влияние смены сезона стравливания (пастбищеоборот). Стравливание пастбищ с пастбищеоборотом, т. е. со сменой сезона использования по годам, благоприятствует растительности и почвам. Особенно хорошо влияет чередование всех сезонов года. В этом случае травостой достаточно хорошо развивается и отличается благоприятным сочетанием различных групп растений с преобладанием илака и разнообразием разнотравья. Хорошее воздействие оказывают и другие схемы пастбищеоборота, в частности чередование по годам весеннего и осеннего или зимнего выпаса.

Подсчитана продуктивность илака (*Carex physodes*) в Юго-Восточных Каракумах под влиянием систематического выпаса после четырехлетнего стравливания в разные сроки со средней нагрузкой (одновременный учет в апреле).

Варианты опыта	Вес 100 побегов в г
Стравливание постоянно в один сезон	
Двукратное весной	2,7
Однократное ранней весной	3,5
Однократное поздней весной	4,0
Постоянное летом	3,5
То же осенью	5,0
» зимой	6,4
Двукратное весной и осенью	4,3
Стравливание с пастбищеоборотом	
Чередование при стравливании всех сезонов года	5,6
» весеннего и осеннего стравливания	5,6
» осеннего и зимнего стравливания	6,2
» весеннего и летнего стравливания	5,0
Стравливание весной через год	6,0
Заповедник	
Без стравливания	5,0

Ниже представлено изменение всей растительности под влиянием разных вариантов эксплуатации песчано-пустынных пастбищ (табл. 8).

Выяснение закономерных изменений в растительном покрове пастбищ, происходящих под влиянием стравливания в один и тот же сезон года, дало теоретическое обоснование пастбище-

Таблица 8

Число растений и урожай кормов при использовании пастбищ Юго-Восточных Каракумов в различные сезоны года с разной нагрузкой (верхняя строчка — абсолютные цифры, нижняя — %)

Срок сравливания	Нагрузка	Илак		Злаки		Разнотравье		Всего		Урожай, кг/га
		число побегов/м²	вес, /м²	число особей/м²	вес, г/м²	число особей/м²	вес, /м²	число особей/м²	вес, г/м²	
Чередование всех сезонов года (пастбищеоборот)	Минимальная	243 40	18,1 60	344 57	11,0 36	18 3	1,2 4	605 100	30,3 100	303
	Средняя	294 52	16,4 54	241 42	10,2 33	36 6	3,8 13	571 100	30,4 100	304
	Максимальная	286 50	13,0 53	246 47	8,0 32	16 3	3,7 15	566 100	24,7 100	247
Весна, однократное	Минимальная	263 48	7,5 66	159 29	1,8 16	123 23	2,0 18	545 100	11,3 100	113
	Средняя	270 46	9,4 65	150 25	2,6 18	168 29	2,6 17	588 100	14,6 100	146
	Максимальная	350 58	5,0 62	89 14	1,5 19	163 28	1,5 19	602 100	8,0 100	80
Весна, двукратное	Минимальная	290 40	7,0 77	144 20	1,3 14	278 40	0,8 9	712 100	9,1 100	91
	Средняя	312 30	8,5 63	198 20	3,0 22	510 50	2,0 15	1020 100	13,5 100	135
	Максимальная	310 39	7,8 76	92 8	1,1 11	625 53	1,4 13	1025 100	10,3 100	103

Таблица 8 (окончание)

Срок стравливания	Нагрузка	Илак		Злаки		Разнотравье		Всего		Урожай, кг/га
		число побегов/м²	вес, г/м²	число особей/м²	вес, г/м²	число особей/м²	вес, г/м²	число особей/м²	вес, г/м²	
Лето	Минимальная	293 30	10,6 32	667 68	19,3 58	16 2	3,6 10	976 100	33,5 100	335
	Средняя	370 41	10,6 33	531 58	19,1 59	12 1	2,4 18	913 100	32,0 100	320
	Максимальная	285 31	10,2 32	604 67	19,9 63	17 2	1,4 5	906 100	31,5	315
Осень	Минимальная	397 57	20,2 8	137 20	2,6 10	159 23	3,0 12	693 100	25,8 100	258
	Средняя	294 34	14,8 65	468 53	5,8 25	117 13	2,4 10	879 100	23,0 100	230
	Максимальная	291 29	11,5 55	561 55	5,6 27	159 16	3,6 18	1011 100	20,7 100	207
Зима	Минимальная	417 87	25,0 86	7 2	2,1 7	54 11	2,0 7	478 100	29,1 100	291
	Средняя	455 92	29,1 85	10 2	3,6 10	30 6	1,6 5	495 100	34,3 100	343
	Максимальная	398 72	23,0 80	119 22	3,2 11	33 6	2,7 9	550 100	28,9 100	289
Без стравливания (заповедник)	Нет	262 52	13,0 63	224 44	6,3 30	20 4	1,2 7	506 100	20,5 100	205

Таблица 9
Примеры пастбищеоборотов

Год использования	Номера пастбищных участков			
	1	2	3	4

Ежегодное чередование стравливания во все сезоны года

Первый и второй	Весна	Лето	Осень	Зима
Третий и четвертый	Лето	Осень	Зима	Весна
Пятый и шестой	Осень	Зима	Весна	Лето
Седьмой и восьмой	Зима	Весна	Лето	Осень

Чередование весеннего сезона с зимним и летнего с осенним

Первый	Весна	Зима	Лето	Осень
Второй	»	»	»	»
Третий	Зима	Весна	Осень	Лето
Четвертый	»	»	»	»

обороту, заключающемся в смене сезона использования по годам при соблюдении умеренной нагрузки. Наиболее благоприятно влияют на пастбища и удобны в хозяйстве такие схемы пастбищеоборота: пастбищеоборот с чередованием последовательно всех сезонов года; пастбищеоборот с чередованием весеннего или летнего с осенним или зимним (Нечаева, Мосолов, 1954) (табл. 9).

Наиболее рациональную схему пастбищеоборота со сменой всех сезонов на практике не всегда бывает возможно выполнить, так как не все пастбища являются круглогодичными, они различаются по характеру, качеству водопоев, степени водообеспеченности и оборудованности хозяйственными постройками. Может быть применено чередование весеннего и осенне-зимнего или весеннего и летнего использования и т. д., что также способствует сохранению растительности.

Схемы пастбищеоборота могут быть самыми различными. При этом следует учитывать, что в зависимости от характера растительности и почвенного покрова разные типы пастбищ по-разному реагируют на выпас. Быстрее всего портятся песчаные пастбища, устойчивее — травянистые на светлых сероземах. Поэтому смену сезона использования необходимо производить ежегодно, через два-три и четыре года. На песчаных пастбищах сезон меняется чаще, а на угодьях с плотными почвами — реже. Применение пастбищеоборота и соблюдение равномерной умеренной нагрузки исключает необходимость в отдыхе и обеспечивает хорошее состояние пастбищных угодий.

Влияние отдыха на пастбища. В отдыхе нуждаются обедненные пастбища, на которых снизился урожай кормов. Целесообразно предоставлять отдых только тем выпасам, где перестрой-

Таблица 10

Динамика урожая по периодам заповедного режима в Центральных Каракумах
(наблюдения в Каррыкуле Н. Т. Нечаевой и К. Г. Антоновой, 1977), ц/га

Биомасса	Песчаная гряда				Мелкобугристые пески				Таковыровидные поверхности			
	1-й год за- поведного режима	восстано- вительный период	продук- тивный период	начало угне- тения	1-й год за- поведного режима	восстано- вительный период	продук- тивный период	начало угне- тения	1-й год за- поведного режима	восстано- вительный период	продук- тивный период	начало угне- тения
Кустарники	1,75	2,00	2,09	1,68	1,14	1,38	1,80	1,21	0,06	0,13	0,22	0,14
Полукустарники	0,61	0,99	1,61	1,35	0,03	0,08	0,14	0,33				
»	0,10	0,14	0,20	0,08	0,78	1,07	1,64	1,12	1,06	3,69	5,91	3,74
Многолетние травы												
с ВЛО вегетацией	0,13	0,09	0,16	0,43	0,16	0,15	0,30	0,36				
с ЗВ вегетацией	0,47	1,11	1,44	1,45	0,46	0,91	1,17	1,43	0,01	0,01	0,03	0,05
Однолетние травы												
раннелетние		0,02	0,06	0,05				0,01			0,08	0,09
летние	0,03	0,05	0,57	0,10	0,02	0,06	0,84	0,04	0,03	0,67	0,95	0,13
с ЗВ вегетацией												
злаки	0,28	0,89	0,20	0,56	0,19	0,97	0,09	0,12				
разнотравье	0,04	0,20	0,04	0,80	0,02	0,40	0,06	0,40				
Итого	0,32	1,09	0,24	1,36	0,21	1,37	0,15	0,52	0,01	0,08	0,05	0,14
Всего	3,41	5,49	6,37	6,50	2,80	5,02	6,04	5,09	2,17	4,58	7,24	4,29

Примечание. 1-й год заповедного режима, 1960; восстановительный период, 1960—1966 гг.; продуктивный период, 1976—1971 гг.; период начала угнетения, 1972—1976 гг.

ка растительности не зашла слишком далеко (вторая ступень пастбищной дегрессии). В этом случае в течение шести-семи лет продуктивность выпасов восстанавливается. Если пастбища сильно нарушены (третья ступень пастбищной дегрессии), то эти изменения необратимы с помощью отдыха в приемлемые для хозяйства сроки. Такие территории нуждаются в коренном улучшении.

Отдых полезен весенним пастбищам, систематически стравливаемым именно весной. Однако практически осуществить такой отдых в хозяйстве трудно и целесообразнее применять пастбищеоборот — смену сезонов использования по годам, что более эффективно и выгодно.

Длительное отсутствие выпаса на пастбищах с удовлетворительным состоянием растительности отрицательно влияет на почвенный и растительный покров, следствием чего является снижение урожайности.

В эксперименте в Юго-Восточных Каракумах уже через 4—5 лет отдыха произошло снижение урожайности на 20% по сравнению с участками, где производили ежегодное стравливание со средней нагрузкой и пастбищеоборотом. Более длительный отдых влечет за собой исчезновение ряда видов растений, излишнее уплотнение почвы, образование поверхностной корки с участием мха, лишайников, водорослей, препятствующих нормальному возобновлению растений.

В Центральных Каракумах в грядово-такыровом комплексе, где чередуются участки песчаной и глинистой пустыни, влияние заповедного режима прослежено в течение 17 лет. За это время мы наблюдали три периода: восстановительный — первые семь лет, продуктивный — последующие пять лет, период начального угнетения — следующие пять лет, затем с 18-го года наступает период сильного угнетения.

В течение восстановительного периода произошло увеличение видового разнообразия, численность редких, хорошо поедаемых растений возросла, развились многочисленные микроассоциации, создающие большую пестроту растительного покрова. Видовой состав стал богаче и разнообразнее, а продуктивность растительного покрова возросла. На протяжении продуктивного периода продолжалось некоторое улучшение растительности и повышение ее продуктивности. Высокая урожайность пастбищ сохранялась на протяжении всего продуктивного периода. Через 12 лет начался период угнетения растительности и снижения урожайности пастбищ. Поверхность песков и такыровидных равнин покрылась трещиноватой коркой с участием мелкозема, мха, лишайников и водорослей. Биологическая продуктивность и урожайность пастбищ снизилась (табл. 10). Таким образом, под влиянием длительного заповедного режима происходит нежелательная перестройка растительного покрова в сторону усиления травянистого покрова и угнетения кустарников, что приводит к

обеднению разнообразия кормов и снижению урожайности пастбищ.

Длительное отсутствие выпаса неблагоприятно для всех типов пастбищ. Превращение хороших пастбищ в одряхлевшие, низкоурожайные в связи с их недоиспользованием наблюдается повсеместно в различных природных районах пустыни на разных типах пастбищ. Этот процесс описан Е. А. Шингаревой (1940) в Заунгузских Каракумах, а позднее там же В. Н. Николаевым (1960), О. И. Морозовой (1940) в пустынях Туркмении и Узбекистана, Н. Т. Нечаевой (1954) в грядовых песках Юго-Восточных Каракумов, а в последние годы ею же прослежен процесс формирования карахорсанга в условиях заповедного режима.

Интересно отметить, что этот процесс покрытия пастбищ коркой вследствие недовыпаса издавна известен местным скотоводам, о чем свидетельствует и данное ими название этому процессу — «карахорсанг».

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Все пастбища аридной зоны подвергаются воздействию метеорологических факторов, сильно изменяющихся по годам. В связи с этим наблюдаются значительные ежегодные флюктуации растительности как в видовом составе, так и в степени роста и развития, а отсюда и резкие колебания в размере урожая пастбищных кормов. Проведенные длительные стационарные исследования позволили выяснить, что в результате воздействия выпаса некоторые параметры изменяются значительно, чем под влиянием климата. Сопоставление некоторых показателей, в частности урожая кормов и удельного веса в нем различных групп растений, а также густоты стояния растений под влиянием погоды и пастбы скота на саксаулово-илаковых пастбищах в Юго-Восточных Каракумах показывает, что колебания урожая кормов под влиянием климата очень велики, он может уменьшаться или возрастать в 3,5 раза, но и под влиянием различного режима стравливания пастбищ урожай травянистых кормов колеблется в 2,5 раза, о чем свидетельствуют следующие данные:

Показатель	Под влиянием погоды	Под воздействием выпаса
Число особей на 1 м ²	320—585	495—1020
в том числе : илака (побегов)	260—425	325—455
злаков	10—140	10—530
разнотравья	1—136	12—510
Урожай надземной фитомассы, кг/га	90—340	135—345
в том числе: илака	56—175	95—290
злаков	2—150	25—190
разнотравья	1— 54	15— 40

Закономерности зависимости растительного покрова от климата и выпаса необходимо знать и учитывать, так как роль этих факторов в пастбищном животноводстве очень велика. Быстро и эффективно воздействовать на климат в настоящее время нет способов, можно лишь учитывать колебания урожая кормов под его влиянием, предотвращать вредные последствия засухи и пастбищной бескормицы путем организации подкормки, перегонов скота и с помощью других мероприятий, обеспечивающих сохранение поголовья в неурожайные годы. Что касается выпаса — не менее мощного фактора, — то он управляем и полностью находится в руках человека.

Правильно организованный выпас на научной основе может служить мощным средством сохранения экосистем аридных территорий в хорошем состоянии. Рациональное использование природных биологических ресурсов пастбищ способно обеспечить поддержание максимального уровня их продуктивности и предотвратить широкое распространение процессов опустынивания в аридных областях.

Л и т е р а т у р а

- Боровский Г. Ф., Зиновьев Г. А., Ермакова И. А., Нечаева Н. Т. Питательность полынно-солянковых пастбищ Северо-Западного Туркменистана. — Тр. Ин-та ботаники АН ТуркмССР, 1962, 7, с. 40—60.
- Михеев Г. Д. Сезонные изменения поедаемости и питательности кормов пустынных пастбищ. — Тез. докл. Всесоюз. научн. конф. по изучению и освоению пустынных территорий Средней Азии и Казахстана. Ашхабад: Ылым, 1968, с. 21.
- Морозов Н. Л. Динамика кормовых запасов пастбищ песчаной пустыни. — Тр. Всесоюз. науч.-исслед. ин-та каракулеводства. Ташкент, 1940, вып. 2, с. 56—100.
- Морозова О. И. Изменение растительности Каракумов под влиянием выпаса. — Бюл. Всесоюз. науч.-исслед. ин-та каракулеводства, 1940, № 2, с. 125—147.
- Морозова О. И. Кормовые растения каракулеводческих пастбищ. — Труды Всесоюзн. научн.-исслед. ин-та каракулеводства, 1941, вып. 3, с. 163—194.
- Морозова О. И. Проблемы изучения и освоения пустынных пастбищ Средней Азии в связи с их сельскохозяйственным освоением. — В кн.: Пустыни СССР и их освоение. М.; Л.; Изд-во АН СССР, 1950, с. 105—125.
- Нечаева Н. Т. Влияние выпаса на пастбища Каракумов как основа пастбищеоборота. — В кн.: Пустыни СССР и их освоение, М.; Л.; Изд-во АН СССР, т. 2, 1954, с. 303—369.
- Нечаева Н. Т., Антонова К. Г. Биологическая продуктивность надземной растительной массы основных формаций. — В кн.: Растительность Централь-ных Каракумов и ее продуктивность, Ашхабад: Ылым, 1970, с. 101—127.
- Нечаева Н. Т., Мордвинов Н. А., Мосолов И. А. Пастбища Каракумов и их использование. Ашхабад: Изд-во Туркм. филиала АН СССР, 1943.
- Нечаева Н. Т., Мосолов И. А. Основные положения и методика составления планов использования пастбищ с пастбищеоборотом в овцеводческих колхозах и совхозах Туркменистана. Ашхабад: Изд-во АН ТуркмССР, 1954.
- Николаев В. Н. Пастбища Заунгузских Каракумов. — Тр. Туркм. науч. исслед. ин-та животноводства и ветеринарии, 1960, 2, с. 45—107.
- Сочава В. Б., Липатова В. В., Горшкова А. А. Опыт учета полной продуктивности надземной части растительного покрова. — Бот. журн. 1962, 47, вып. 4, с. 473—484.
- Шингарева Е. А. Кормовые ресурсы Северных Каракумов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940, ч. 1.

ОСОБЕННОСТИ ТРОФИЧЕСКИХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ ТИПА «ФИТОФАГИ — РАСТЕНИЯ» В ЭКОСИСТЕМАХ ПАСТБИЩ

Б. Д. Абатуров

Институт эволюционной морфологии и экологии животных
им. А. Н. Северцова АН СССР

Экологические взаимосвязи, действующие по принципу трофических отношений типа «потребитель — корм», давно привлекают к себе внимание экологов. Те из них, которые относятся к взаимодействиям «хищник — жертва», «паразит — хозяин», «растение — почва» и т. д., уже стали классическим образцом экологических исследований, в то же время взаимосвязи типа «фитофаги — растения» лишь только начинают привлекать специальное внимание. Очевидно, традиционная разобщенность ботаников и зоологов не могла обеспечить необходимого в таких исследованиях комплексного ботанико-зоологического подхода, что и послужило причиной их отставания.

Между тем взаимодействия животных и растений играют в экосистемах ведущую роль, так как в них воплощается непосредственная связь двух крупнейших царств природы — растительного и животного мира, ими в значительной степени определяется организация, состояние и продуктивность экосистем. Такие взаимоотношения не менее сложны и своеобразны, чем отношения хищников и их жертв, паразитов и хозяев; очевидно, также, что и те, и другие обладают некоторыми общими закономерностями.

Характер трофического взаимодействия животных и растений связан со спецификой воздействия животных на растительность, которая определяется, с одной стороны, отчуждением фитофагами живой растительной массы, и, с другой, реакцией растений на это отчуждение. От того, какую часть растительной массы изымают животные и как растительность реагирует на отчуждение этой массы, зависит результат взаимодействия животных и растений.

До последнего времени реакция растительности на отчуждение ее массы изучалась чаще всего применительно к пастбищному хозяйству, для которого необходимо знать допустимый уровень отчуждения, не наносящий ущерба кормовой растительности. Такая реакция обычно оценивалась по состоянию растительного покрова, находящегося в момент исследования на корню. В учет при этом не попадала фитомасса, съеденная к этому времени животными, что естественно могло приводить к заниже-

нию истинной продуктивности пастбищной растительности. В. В. Кучерук (1963) показал на примере пастбищ Монголии, что та неучитываемая масса растений, которая отчуждается только одними полевыми (Microtus brandti) в годы их массового размножения, может составлять до 150—200% от массы, находящейся на корню, или 75% от общей надземной продукции. На эту же особенность указывает Ю. Одум (1975), отмечая, что урожай на корню на богатом пастбище, выедаемом скотом, может оказаться значительно меньше, чем на менее продуктивном пастбище с неиспользованной животными растительностью.

Все это свидетельствует о том, что для правильного суждения о продуктивности пастбищного растительного покрова, постоянно используемого животными, необходимо знать фитомассу, отчужденную животными. Определение размеров отчуждения сопряжено со значительными трудностями. Прежде всего нужно принимать во внимание, что эта величина складывается не только из непосредственно потребляемой животными массы, но и из кормовых остатков, которые представляют собой отторгнутые и несъеденные части растений. Очевидно, к разряду кормовых остатков следует относить и тот отпад растений, который образуется при вытаптывании копытными млекопитающими. По имеющимся в настоящее время данным кормовые остатки различных животных составляют значительную величину. Известно, что особенно много кормовых остатков образуют грызуны. Так, у грызунов в тундре (*Lemmus obensis*, *Microtus middendorffi*, *M. oeconomus*), кормовые остатки составляют по весу около 80% от общей величины отчуждения (Токмакова, 1975). По нашим данным, на долю кормовых остатков у малого суслика (*Citellus pygmaeus*) приходится около 50—60%. Велика доля кормовых остатков и у сельскохозяйственных животных. Мы попытались определить эту величину, воспользовавшись данными Шенникова и Бологовской (1927) по накоплению мертвых растительных остатков на луговом пастбище (Вологодская обл.). Однородное по растительности пастбище было разделено этими авторами на два участка, один из которых был искусственно изолирован от пастбы скота, другой оставался многолетним пастбищем, на котором постоянно выпасалось стадо коров. Исходно перед началом эксперимента количество мертвых растительных остатков на том и другом участке составляло одинаковую величину (по 1000 кг/га). Через 2 месяца пастбы мертвых растительных остатков на пастбищном участке стало на 500 кг/га больше, чем на изолированном. Очевидно, эта величина как раз отражает искомое количество кормовых остатков, образуемых скотом. Исходя из того, что за это время было съедено пасущимся скотом, по данным авторов, около 1600 кг/га растительной массы, можно заключить, что кормовые остатки составили 30% от этой величины, или 25% общей величины отчуждения.

По другим данным, на пастбищах штата Монтана (США) отпад растительной массы за счет вытаптывания овцами составляет 50%, коровами — 26—55% от общей величины отчуждения (Leyscock, Hagniss, 1974).

Таким образом, зная величины изъятия растительной массы и урожай на корню, можно судить об истинной величине продукции пастбищной растительности. В свою очередь, этот показатель позволяет сравнивать между собой продуктивность участков растительности, в разной степени используемых млекопитающими, и тем самым оценивать реакцию растительности на отчуждение ее массы.

Нами было проведено такое сравнение на примере использования урожая растительности малым сусликом в полупустыне Северного Прикаспия (Джаныбекский стационар АН СССР) и степным сурком (*Marmota bobac*) в степях Украины (заповедник «Стрельцовская степь») ¹. В полупустыне Северного Прикаспия, где численность малого суслика достигает 70 особей на 1 га (Абатуров, Кузнецов, 1976), сусликами отчуждается около 20% урожая растительности. Продукция надземной растительной массы на двух одинаковых участках, один из которых был изолирован сеткой от сусликов, для другого было характерно естественное использование растительности сусликами, оказалась практически одинаковой (табл. 1). Эти данные показывают, что изъятие сусликами растительной массы в указанных выше размерах не снижает продуктивности растительного покрова. Растительность отдельных ассоциаций, из которых складывается растительный покров данной территории, постоянно испытывает без ущерба для себя гораздо большую трофическую нагрузку сусликов, достигающую, например, в разнотравно-злаковых ассоциациях 50%.

Сурки в отличие от сусликов в рассматриваемых условиях не оставляют кормовых остатков. Характерно, что в период вегетации растительности они осваивают лишь часть занятой ими территории (около 4—12%). За активный период года они отчуждают в пределах своих кормовых участков от 20 до 40% урожая растительности (табл. 2), что в пересчете на всю территорию составляет всего 1—3%. Сравнение величин надземной части растительной продукции на участках, изолированных от сурков, и с постоянно используемой сурками растительностью показывает, что продуктивность растительности в том и другом случае почти одинакова, если не считать некоторой тенденции к ее увеличению на участках, используемых сурками (табл. 2). Следовательно, и в этом случае отчуждение сурками раститель-

¹ См. в настоящем сборнике статью Б. Д. Абатурова, М. В. Раковой, Т. А. Середневой «Воздействие малых сусликов на продуктивность растительности в полупустыне» и Т. А. Середневой, Б. Д. Абатурова «Воздействие степного сурка на продуктивность растительности в степях Украины».

Таблица 1

Влияние сусликов (*Citellus pygmaeus*) на продуктивность растительности в полупустыне Северного Прикаспия (годовая продукция надземной массы, кг/га)

Год исследования	При стравливании сусликами					При отсутствии стравливания (изоляция)
	урожай на корню	съедено сусликами	кормовые остатки	весь урожай	отчуждение сусликами, % ко всему урожаю	
1971	910	150	—	1060	—	1150
1972	410	80	50	540	24	590
1973	1630	70	120	1820	10	1940

Примечание. В 1971 г. учет кормовых остатков не производился.

Таблица 2

Влияние сурков (*Marmota bobak*) на продуктивность степной растительности (Ворошиловградская обл. Украинской ССР) (годовая продукция надземной массы, г/м²)*

Год исследования	Режим использования территории	При использовании сурками				При отсутствии сурков (изоляция)
		урожай на корню	съедено сурками	весь урожай	отчуждение сурками, % ко всему урожаю	
1974	Заповедник	162	44	206	21	204
	Пастбище	147	58	205	28	197
1975	Заповедник	92	51	143	36	140
	Пастбище	61	47	108	44	80

* В пределах кормовых участков сурков.

Таблица 3

Изменение продуктивности растительного покрова под влиянием многократного срезания растений на участках с пастбищным и заповедным режимом использования (1975 г., Ворошиловградская обл.)

Режим использова- ния участка	Размер однократ- ного отчуж- дения, %	Участок со срезанием				Контроль (без среза- ния), общая масса, г/м ²	Разница между контролем и участком со срезанием	
		срезано за 4 раза		остаток на корню, г/м ²	общая масса, г/м ²			
		г/м ²	% от общей массы					
		г/м ²	% от общей массы	остаток на корню, г/м ²	общая масса, г/м ²		г/м ²	% к ко- нтролю
Пастбище	30	60	49	63	123	88	35	40
»	50	101	66	52	153	88	65	74
»	70	144	76	45	189	109	80	73
Заповедник	30	50	57	38	88	149	—61	—41

ной массы в указанных пределах не наносит ущерба ее продуктивности.

Сказанное подтверждается опытами по искусственному срезанию степной растительности, имитирующему стравливание

животными. Растительность срезалась в течение всего вегетационного периода с интервалом в месяц. Количество отчуждаемой массы в разных вариантах опыта было неодинаковым. Опыты выполнялись на двух степных участках, различающихся режимом хозяйственного использования: на участке заповедника, где целинная растительность почти не испытывает влияния растительноядных млекопитающих, и за пределами заповедника на участке с постоянным многолетним выпасом производственного стада крупного рогатого скота¹.

Результаты опытов на сравниваемых участках оказались прямо противоположными (табл. 3). Если на заповедном участке даже относительно незначительное отчуждение растительной массы (по 30% за однократное срезание) привело к значительному (на 41%) уменьшению надземной части растительной продукции, то на пастбищном участке даже значительное отчуждение растительной массы (до 70%) привело к увеличению растительной продукции (на 40—74%) по сравнению с контролем. Следует подчеркнуть при этом, что такое же по величине отчуждение растительной массы на пастбище производится ежегодно пасущимся скотом и, следовательно, свойственно пастбищному участку.

Таким образом, как отчуждение растительной массы в условиях заповедного режима, так и прекращение использования растительности фитофагами в условиях постоянного пастбищного использования приводит к резкому уменьшению продуктивности характерного для каждого случая растительного покрова. И, наоборот, изоляция от стравливания в условиях заповедного режима и постоянное отчуждение части растительности в условиях пастбищного использования обеспечивает ее максимальную продуктивность. Характерно, что максимальная продукция, которая создается растительностью как в условиях заповедника при отсутствии отчуждения растительной массы, так и на пастбище в случае постоянного изъятия растительной продукции, оказалась одинаковой. Очевидно, при оптимальном для каждого случая режиме воздействия растительность получает возможность максимально использовать одинаковые здесь ресурсы среды, создавая тем самым одинаковую по величине продукцию.

Результаты этого опыта показывают, что для растительности, сформировавшейся в условиях постоянного пастбищного воздействия животных, отчуждение определенной части растительной продукции не только не наносит ущерба ее продуктивности, но даже необходимо для поддержания высокого уровня продуктивности. И, наоборот, растительные сообщества, не приспособленные к воздействию пастбищных животных, не выносят даже незначительного отчуждения своей массы. Различные раститель-

¹ См. в настоящем сборнике статью Т. А. Середневой, Б. Д. Абатурова «Воздействие степного сурка на продуктивность растительности в степях Украины».

ные сообщества, сформировавшиеся в соответствии с режимом их использования, в одинаковых местообитаниях создают одинаковую продукцию.

В целом в настоящее время известно, что растительность пастбищ способна без ущерба для своей как текущей, так и последующей продуктивности выносить отчуждение определенной части своей массы. Более того, для многих растений такое отчуждение — необходимое условие их нормальной продуктивности. Механизмы данного явления, обеспечивающие положительную реакцию растительности на отчуждение ее растительной массы, неоднократно обсуждались в печати (например, Абатуров, 1975, Harris, 1974, и др.), и поэтому мы их не рассматриваем. Напомним лишь, что отчуждение живых тканей растений служит причиной более продолжительной вегетации растений, выражающейся в постоянном нарастании отавы; стимулирует более высокую интенсивность фотосинтеза оставшихся частей растений; вызывает более быстрое нарастание массы тех растений, которые хорошо выносят отчуждение или непоедаются животными и т. д. Все это снимает отрицательную сторону трофического воздействия животных на продуктивность растительности. Однако такая реакция растений возможна лишь при строго определенной величине отчуждения, не превышающей допустимый для растений уровень.

Не вызывает сомнения, что различные виды растений значительно различаются по своей способности выносить отчуждение растительной массы. В настоящее время имеются материалы, показывающие, что большинство кормовых растений выносит без ущерба для себя значительное отчуждение. Например, по данным Департамента внутренней службы пастбищ США (United States Department of the Interior, Grazing Service, 1938), травянистые растения пастбищ допускают отчуждение до 80% растительной массы в разные сезоны года и при пастьбе различных видов скота (цит. по Браун, 1957). Для многих лесных кустарников, являющихся распространенным кормом различных млекопитающих, предельно допустимое изъятие, не наносящее ущерба продуктивности этих растений, составляет 60—75% годовичного прироста побегов (Young, Payne, 1948; Neff, 1964). Несколько меньшие величины допустимого изъятия свойственны тундровым кустарникам. Опыты показали, что тундровые кустарники (*Betula nana*, *Salix lanata* и *S. philicifolia*) способны выносить без вреда для себя отчуждение в начале лета 25—30% листьев. К осени утраченная масса полностью восстанавливается, не наблюдается снижения продуктивности и в следующем году (Аврамчик, 1939; Вахтина, 1964). Однако при более высоком уровне изъятия восполнения утраченной массы не происходит.

Что касается фитоценозов в целом, формируемых такими растениями, то очевидно, что и они допускают без ущерба для

своей продуктивности тот же уровень отчуждения. Специальные эксперименты по стравливанию овцами кустарниково-эфемеровой растительности на пустынных пастбищах Средней Азии показали, что такая нагрузка овец, при которой отчуждается 67% продукции надземной массы растений, оказывается безвредной для растительности, тогда как при отчуждении 75% кормовая продуктивность растительности снижается (Нечаева, 1954)¹. На полынно-эфемеровых пастбищах Узбекистана, согласно многолетним экспериментам по обрезке растений, имитирующей стравливание овцами, как общая, так и кормовая продуктивность не снижается при изъятии 70—75% годовой продукции надземной массы (Гаевская, Краснополин, 1957).

Можно полагать, что не во всех природных условиях растительность приспособлена к высокому уровню отчуждения растительной массы. Очевидно, для растительности тундровых пастбищ характерны более низкие величины допустимого изъятия, что следует, в частности, из результатов отмеченного выше эксперимента по отчуждению фитомассы у тундровых кустарников. Характерно, что и травянистые растительные сообщества тундр при изъятии мышевидными грызунами лишь не более 30% массы к осени восстанавливают свои потери (Токмакова, 1975). По представлениям Ларина (1971), та часть растительной массы, которую можно без ущерба изымать, должна быть меньше валовой массы надземной растительности в тундровых растительных сообществах в 3—4 раза, т. е. должна составлять 25—30% годичной продукции надземной фитомассы. Очевидно, короткий вегетационный период, который свойствен тундрам, не позволяет таким растениям компенсировать ущерб, наносимый при более высоком уровне отчуждения их массы.

И, наконец, устойчивость растений к изъятию в значительной степени определяется видовым составом растительности, формирующимся в зависимости от режима использования. Как отмечалось выше, растительные сообщества, сформированные под постоянным воздействием пасущихся животных, допускают значительное изъятие их массы, тогда как при отсутствии этого фактора развиваются такие фитоценозы, которые не способны выносить отчуждение фитомассы.

Из сказанного следует, что уровень выносливости растительного покрова к отчуждению меняется вместе с изменением видового состава растений и зависит от пастбищной нагрузки растительноядных животных. Тот предельный уровень изъятия, при котором пастбищная растительность способна сохранять максимальную продуктивность, составляет в большинстве природных экосистем 60—70% от продукции надземной части растительности. Очевидно, при более высоком изъятии или формируются сообщества непоедаемых животными растений, или про-

¹ См. также статью Н. Т. Нечаевой в настоящем сборнике.

дуктивность растительного покрова снижается и растительность деградирует.

Каковы же возможности самих растительноядных животных в отношении использования ими запасов растительного корма? В настоящее время известно, что животные-фитофаги используют запасы доступного растительного корма далеко не полностью (Петрусевич, Гродзинский, 1973; Абатуров, 1975; Remmert, 1973). Причины такого явления могут быть различными. По нашему мнению, неполное использование кормовых запасов связано прежде всего с тем, что их истощение всегда сопровождается снижением уровня потребления корма и голоданием животных. Джонстоном-Уоллесом и Кеннеди (Johnstone-Wallace, Kennedy, 1944) на коровах и Ивлевым (1944) на рыбах было показано, что количество корма, которое успевают собрать животные, зависит от его запасов в окружающей среде и изменяется в соответствии с их изменением. Коровы, например, в первые дни выпаса с достаточным количеством травы на пастбище, собирали ежедневно по 15 кг травы (сухой вес). В дальнейшем по мере истощения количества растительности эта величина уменьшалась и в последние дни, когда на пастбище оставалось еще много травы, ее потребление коровами составило всего 4,5 кг. При данном уровне кормовых запасов коровы были не в состоянии собрать больше.

Очевидно, по мере уменьшения запасов растительности на пастбище затраты энергии на ее сбор растут, а количество собираемого корма снижается и не обеспечивает потребностей животных. Животные испытывают недостаток корма и вынуждены различными путями ограничивать его дальнейшее потребление. Весьма важно, что недостаток корма начинает сказываться еще задолго до полного использования его запасов и тем самым выступает основным механизмом, предотвращающим полное использование животными кормовых ресурсов.

Разумеется, имеются и другие механизмы, ограничивающие уровень использования фитофагами растительной продукции. К ним прежде всего следует отнести защитные приспособления растений (ядовитость, колючки и т. д.), снижающие или совсем исключающие поедание этих растений животными. Немаловажную роль в этом играют, вероятно, и механизмы регуляции численности животных, благодаря которым количество животных, а следовательно, и потребление корма может оказаться ниже того уровня, который обеспечивается ресурсами среды.

В настоящее время имеются данные, показывающие, что даже массовые виды млекопитающих обычно используют лишь незначительную часть доступной растительной продукции. По нашим данным, малые суслики в полупустыне Северного Прикаспия используют около 20% урожая растительности. Даже в засушливые годы при явном недостатке пищи, приводящем к гибели большой части особей, эта величина лишь незначительно

увеличивалась (см. с. 121 наст. сборника). Из этого можно заключить, что указанная величина использования максимальна в данных условиях для сусликов. Население степного сурка на Украине осваивает в пределах своих кормовых участков лишь не более 40% урожая растительности (табл. 2). Водяной козел (*Adenota kob thomasi*), являющийся одним из наиболее массовых видов растительноядных млекопитающих в саваннах Уганды, осваивает только 10% надземной растительной продукции (Buchner, Golley, 1967). Обыкновенная полевка (*Microtus arvalis*) на люцерновом посеве даже в годы массового размножения использует не более 32% урожая растительности (Страка, 1970) и т. д.

Использование запасов растительности значительно увеличивается в случае с многовидовыми сообществами фитофагов, когда за счет разнообразия видов, каждый из которых, как известно, специализируется на определенных типах растительных кормов, полнее осваивается все разнообразие первичной продукции экосистем и тем самым повышается уровень ее использования. По нашим данным, совместное использование урожая растительности сусликами и овцами в полупустыне Прикаспия достигает 57%. В саваннах Африки, где сообщества млекопитающих — фитофагов, как известно, достигают наибольшей насыщенности, использование растительной продукции всеми видами составляет около 60% (Wiegert, Evans, 1967). Очевидно, такой уровень использования продукции растений следует считать предельным для животных в естественных условиях. Интересно, что и сельскохозяйственные животные, несмотря на то, что их пастьба, казалось бы, регулируется совсем другими не зависящими от них факторами, обычно используют запасы своего корма приблизительно до такого же уровня и лишь в случае дополнительных подкормок, благодаря которым они получают возможность кормиться на уже стравленных пастбищах, эта величина может неограниченно возрастать.

Можно заключить из сказанного, что предельное использование растительности дикими млекопитающими обычно не превышает 60% (за исключением, возможно, массовых размножений животных, когда более высокий уровень использования обычно сопровождается массовой гибелью самих животных). Сопоставление этой величины с отмеченной выше устойчивостью растений к отчуждению, которая достигает 70—75%, показывает, что предельное использование растительности, на которое способны млекопитающие, не превышает уровня выносливости растительного покрова. На основании сказанного напрашивается важный вывод о том, что животные в естественных условиях обычно не способны нанести ущерб продуктивности пастбищного растительного покрова. Очевидно, эволюция совместных отношений растительности и растительноядных животных в данных условиях шла по пути приспособления растительности к тому

максимальному отчуждению, на которое способны животные. Именно этот механизм предотвращает губительное воздействие растительноядных животных на растительность. Следует подчеркнуть, что сказанное не относится к сельскохозяйственным животным, которые во многих случаях по различным причинам, как уже указывалось выше, способны к более высокому уровню отчуждения растительности, превышающему предел ее устойчивости.

Заключая сказанное о взаимоотношениях фитофагов и растительности, нужно отметить, что продуктивность фитоценозов в большинстве природных экосистем определяется ресурсами питания, влаги и света в окружающей среде. Потенциальные способности растительности производить продукцию, как правило, всегда выше возможностей среды обеспечить создание этой продукции. Растительноядные животные, отчуждая растительную массу, снижают продукционную способность растений. Однако, если это отчуждение приводит данную способность в соответствие с возможностями среды, то уменьшения продуктивности растительности не происходит. Именно этим объясняется способность растительности выносить без ущерба для своей продуктивности определенное отчуждение своей растительной массы.

Все сказанное о взаимоотношениях фитофагов и растительности в значительной мере свойственно и отношениям хищников с их жертвами, другими словами, отмеченные закономерности являются общими для отношений типа «потребитель → корм». Как хищники, так и фитофаги способны изымать лишь строго ограниченную часть запасов своего корма, при этом в том и другом случае действуют одни и те же механизмы ограничения, описанные нами выше. Как растения, являющиеся кормом животных-фитофагов, так и популяции животных, служащих пищей хищникам, способны без ущерба для своей продуктивности выносить определенное изъятие своей массы (особей). Более того изъятие части растительной массы или особей животных в популяциях не только не оказывает ущерба тем и другим, но во многих случаях является необходимым для их нормального существования, улучшая состояние популяций, плодовитость особей и т. д. Показано, например, что допустимое изъятие из популяций белок в хвойных лесах юга Восточной Сибири должно составлять 70—75% всех особей (Павлов, 1974), из популяций речных бобров в европейской части СССР — 20—30% (Кудряшов, 1973; Григорьев и др., 1974; Голодушко, 1975) и т. д.

Характерно, что то изъятие, на которое способны те и другие потребители, не превышает допустимого изъятия, которое выносят растения и животные без ущерба для себя. Можно предполагать, что и растения, и животные, выступающие в качестве кормовых объектов, приспособились именно к такому изъятию их массы, на которое способны их потребители как фитофаги, так и хищники. Очевидно, за счет этих приспособле-

ний продуктивность (численность) потребляемых организмов в природе обычно не зависит от влияния потребителей и определяется ресурсами среды, главным образом пищевыми ресурсами. По-видимому, все трофически связанные элементы пищевой цепи от растительности до хищников подчиняется данной закономерности. А именно продуктивность растительности определяется ресурсами влаги, питания, света; продуктивность фитофагов — запасами растительной продукции, продуктивность хищников — жертвами и т. д. Обратного отрицательного влияния живым организмам удается избежать благодаря рассмотренным выше механизмам. Все это позволяет организмам максимально использовать ресурсы среды независимо от воздействия потребителей и за счет этого достигать наибольшей в данных условиях производительности.

Л и т е р а т у р а

- Абатуров Б. Д. О механизмах естественной регуляции взаимоотношений растительноядных млекопитающих и растительности.— Зоол. журн., 54, № 5, 1975, с. 741—751.
- Абатуров Б. Д., Кузнецов Г. В. Формирование вторичной биологической продукции малыми сусликами (*Citellus pygmaeus*).— Зоол. журн., 55, № 10, 1976, с. 1526—1537.
- Аврамчик М. Н. Отавность у некоторых кормовых растений на тундровых пастбищах.— Тр. науч.-исслед. ин-та полярного земледелия, животноводства и промысл. хоз. Сер. «Оленеводство», 1939, вып. 4, с. 89—91.
- Браун Д. Методы исследования и учета растительности. М.; Л.: Изд-во Иностран. лит-ры, 1957.
- Вахтина Т. В. Динамика урожайности и использование листьев некоторых кустарников тундры в оленеводстве.— В кн.: Проблемы Севера. М., 1964, 8, с. 290—296.
- Гаевская Л. С., Краснополин Е. С. Влияние выпаса на пастбища предгорной полупустыни. М.: Изд. М-ва совхозов СССР, 1957, с. 1—24.
- Голодушко Б. З. Влияние промысла на популяции бобров.— В кн.: Труды 2-го Всесоюз. совещ. по млекопитающим. М., 1975, с. 306—309.
- Григорьев Н. Д., Зарипов Р. З., Михайлов В. Б., Юшина Н. Г. Биологические основы промысла речного бобра в Марийской АССР.— В кн.: Современное состояние и пути развития охотоведческой науки в СССР. Киров, 1974, с. 80/81.
- Ивлев В. С. Время охоты и проходимость хищником путь в связи с плотностью популяции жертвы.— Зоол. журн., 1944, 23, № 4, с. 139—145.
- Кудряшов В. С. Влияние промысла на структуру, размножение и численность бобровой популяции.— В кн.: Рациональное использование запасов речного бобра в СССР. Тез. докл. 5-го Всесоюз. совещ. по бобру. Воронеж, 1973, с. 74—76.
- Кучерук В. В. Воздействие травоядных млекопитающих на продуктивность травостоя степи и их значение в образовании органической части степных почв.— В кн.: Биология, биогеография и систематика млекопитающих СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 157—193.
- Ларин И. В. Естественные корма для животноводства и их использование. В кн.: Ресурсы биосферы на территории СССР. М.: Наука, 1971, с. 121—133.
- Нечаева Н. Т. Влияние выпаса на пастбища Кара-Кумов как основа пастбищеоборота.— В кн.: Пустыни СССР и их освоение. М.: Изд-во АН СССР, 1954, вып. 2, с. 303—369.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975.

Павлов Б. К. Некоторые механизмы увеличения продуктивности эксплуатируемых популяций белки горных темнохвойных лесов юга Восточной Сибири.— В кн.: Современное состояние и пути развития охотоведческой науки в СССР.— Тез. докл. Киров, 1974, с. 104—105.

Петрусевиц К., Гродзиньский В. Значение растительноядных животных в экосистемах.— Экология, 1973, 6, с. 5—17.

Страка Ф. Взаимодействие между люцерновыми посевами и популяциями на обыкновенной полевке (*Microtus agvalis* Pall.).— В кн.: Растительная защита в сельской степи. Изд-во Акад. наук Бълг., 1970, с. 159—172.

Токмакова С. Г. Оптимальная плотность грызунов и поток энергии в травянистых сообществах лесотундры: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Таллин.: Совет по биологическим наукам АН ЭССР, 1975, с. 1—27.

Шенников А. П., Бологовская Р. П. Введение в геоботаническое обоснование организации пастбищ на севере. Вологда, 1927, с. 1—122.

Buchner H. K., Golley F. B. Preliminary estimation of energy flow in Ugandakob (*Adenotakob thomasi* Neumann). In: Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems. Warszawa: Krakow, 1967, 1, p. 243—254.

Harris P. A possible explanation of plant yield increases following insect damage.— *Agro-Ecosyst.*, 1974, 1, N 3, p. 219—225.

Johnstone-Wallace D. B., Kennedy K. Grazing management practices and their relationship to the behaviour and grazing habits of cattle.— *J. Agr. Sci.*, 1944, 34, p. 190—197.

Laycock W. A., Harniss R. O. Trampling damage on native forb-grass ranges grazed by sheep and cattle.— In: XX International Grassland Congress. Sect. Pap.: «Grassland utilization», pt I. Moscow, 1974, p. 349—354.

Neff D. J. What constitutes proper level of browse use? — In: Proc. 3rd Annual Meet. N. Mex.-Ariz. Soc. Wildlife Soc., Stanford (Ariz.), 1964, p. 37—40.

Remmert H. Über die Bedeutung wärblütiger Pflanzenfresser für Energiefluss in terrestrischen Ökosystemen.— *J. Ornitol.*, 1973, 114, N 2, S. 227—249.

United States Department of the Interior, Grazing Service, Properouse factor table, Nevada district. Reno (Nevada), 1938, 1, N 19.

Wiegert R. G., Evans F. C. Investigation of secondary productivity in grasslands.— In: Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems. Warshawa; Krakow, 1967, 2, p. 499—518.

Young V. A., Payne G. F. Utilization of «key» browse species in relation to proper grazing practices in cutover western white pine lands in Northern Idaho.— *J. Forest.*, 1948, 46, N 1, p. 35—40.

ОБ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НИШЕ РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ ЛЕСНЫХ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

П. М. Рафес

Лаборатория лесоведения АН СССР

Экологическая ниша организма, по образному выражению Ч. Элтона (Elton, 1927), представляет собой совокупность его отношений с кормом и врагами¹. Понятие Элтона дополняет выдвинутое им одновременно представление об экологической пирамиде, так как ниша — место, занимаемое организмом в цепях питания, составляющих пирамиду. По Л. Слободкину (Slobodkin, 1963), существование организма в экологической нише — это его работа: норма его потребления ресурсов среды и продуцирования, т. е. пополнения ее ресурсов. Отсюда можно вывести экологическую эффективность организма, т. е. соотношение величины изымаемой и величины продуцируемой.

Очевидно, что ниша, занимаемая особями конкретного вида в данном ценозе, подразумевает постоянство потоков, следовательно, сбалансированность и внутри ниши, и внутри ценоза, и между ценозами. Средняя величина потребления известного ресурса в биогеоценозе не нарушает существования последнего, а средняя величина передачи врагам оставляет численность организма, «занимающего нишу», на уровне, обеспечивающем его выживание.

Казалось бы, что при занятии экологической ниши каким-нибудь потребителем листвы ему могут быть опасны лишь враги. Однако и кормовая растительность может оказывать ему очень серьезное сопротивление и даже грозить его существованию.

Чтобы разобраться в том, как развивались трофические связи, остановимся на принятом в экологии животных подразделении форм питания на хищничество и паразитизм. Они важны и для определения форм питания растениями.

К хищнической форме относят такие виды питания, при которых потребитель свободно переходит с одного объекта на другой. Не будучи «заинтересован» в сохранении данной жертвы, хищник не стремится к каким-либо ограничениям своего потребления. На видовом уровне у хищника и жертвы вырабатываются только антагонистические способности. Так, хищнику необходимы

¹ Известны и другие толкования понятия «экологической ниши» (Одум, 1975), но в этой статье мы на них не останавливаемся.

свойства, помогающие догнать жертву, подавить ее сопротивление, съесть и усвоить проглоченные ткани. Жертве необходимы способности, помогающие не допустить нападения, т. е. ускользнуть от хищника, а в случае атаки — помогающие сопротивляться. Сопротивление жертвы может быть или прямым, т. е. в форме активной защиты (противодействия атаке), или косвенным, когда затрудняется усвоение тканей жертвы, недостаточно удовлетворяются потребности хищника, что снижает его стремление к нападению, или же частичным, когда жертва создает ограничения наносимого вреда.

Хищничество было, по всей вероятности, исходной формой установления трофических связей. Так, вполне основательно предположить, что каждый организм на заре своего развития пытался поедать любой корм, который оказывался ему доступным, т. е. существовал в окружающей среде и не оказывал непреодолимого сопротивления, мог быть схвачен, пережеван и проглочен. Попытки поедания тех или иных объектов могли быть многочисленны и разнообразны. Поэтому логично предположить, что на заре развития животных организмов (в частности, членистоногих) питание было смешанным. В результате ряда «проб и ошибок» произошло разделение животных на плотоядных, растительноядных и потребителей органических остатков. Будучи гетеротрофами, они могли усваивать лишь органические соединения; приспособления к питанию живыми тканями животных, растений или детритом выработались, вероятно, в соответствии со способностями потребителя преодолеть сопротивление объекта питания и с возможностями свести к минимуму энергетические затраты на то, чтобы захватить и усвоить пищу. В ходе эволюции сформировались группы потребителей трех названных ресурсов.

Разумеется, выработка способов сопротивления растений фитофагам-хищникам очень трудна. Именно поэтому долгое время даже не возникала мысль, что в отношениях кормового растения и его потребителя осуществимы какие-либо взаимные адаптации. Однако между ними все же осуществлялась сопряженная эволюция, по современной терминологии, — коэволюция. Этим термином названы (Raven, Ehrlich, 1965, цит. по Ehrlich, 1970) взаимодействия, развивающиеся в группах, члены которых не обмениваются генетической информацией, но экологически тесно связаны. Если ограничение деятельности одного организма зависит от другого, то они составляют коэволюционную систему.

Именно к коэволюционным явлениям следует отнести тот факт, что у определенных видов потребителей, в частности фитофагов, закрепилось питание определенными кормами. Правда, выявились полифаги, которые питаются многими, но все же не любыми видами пищи, выработалась и олиго- и даже монофагия.

По отношению к конкретному виду растения, мы можем называть среди членистоногих-фитофагов виды, поедающие данный

корм (хотя бы в той или иной степени), и не питающиеся им. По отношению ко второй категории данный вид растения обладает иммунитетом; с видами первой — у него установлены трофические связи. Однако установление трофической связи на уровне вида отнюдь не исключает враждебных взаимоотношений между ее участниками на уровне особей в ходе их борьбы за существование.

Теперь определим понятие паразитизма. Этим термином называют симбиоз, который одному из партнеров (паразиту) выгоден, а другой (хозяин) терпит урон. Однако, поскольку паразиту необходимо потребление живых тканей, постольку до окончания своего питания он как бы заинтересован в жизни хозяина. Такой симбиоз вынужден, поскольку растение не может его избежать, но оно приобретает и некоторые возможности, в первую очередь — продолжения своего существования и в той или иной степени контроля над фитофагом.

Обратимся к явлению галлообразования. Как известно, на месте внедрения определенных видов фитофагов в ткань растения, например на листе, образуется галл, т. е. патологическое разрастание камбиальной ткани, окружающее вточившуюся личинку и не допускающее ее дальнейшего передвижения. В полости галла личинка и заканчивает развитие. Таким образом, растение, во-первых, локализует и в значительной мере иммобилизует вредителя, а во-вторых, обеспечивает функционирование сохранившейся синтезирующей поверхности. Эволюция фитофага привела к необходимости перестройки пищеварительного процесса и приспособления его не к хлорофиллоносным тканям, а к меристеме, однако это компенсируется защитой, которую галл обеспечивает личинкам и от изменений погоды, и от некоторых врагов. Как видно, галлообразование представляет собой косвенное сопротивление растения фитофагу. Коэволюционный характер взаимного приспособления потребителя и кормового растения на примере галлообразования очевиден.

Второй пример имеет некоторые черты сходства с первым. Мне кажется возможным допустить, что ксилофаги, например короеды, усачи, златки, на заре своего развития были открытоживущими. Растения в процессе коэволюции повышали плотность тканей, которыми питались будущие ксилофаги; в ходе коэволюции нападающие насекомые вырабатывали способность их прогрызать. Естественный отбор способствовал усилению их ротового аппарата, и они преодолевали противопоставленную им механическую защиту. Основательно предположить и то, что те особи, потомство которых продолжало питаться в глубине коры и даже в древесине (не выходя на поверхность), имели преимущество в предотвращении неблагоприятных метеорологических условий и в защите от некоторых врагов. Таким образом, выработался скрытый образ жизни у дровосеков, златок, рогохвостов, стеклянниц и некоторых других групп насекомых, есте-

ственно со специфическими отличиями, но сходных по основной черте — развитию потомства внутри покровных тканей дерева.

Такова коэволюция древесных растений и скрытно-стволовых вредителей на видовом уровне. Установились взаимоприспособления определенных видов насекомых на определенных видах растений. Однако растения выработали способность противодействовать проникновению отдельных особей этих «своих» ксилофагов: здоровые (наиболее приспособленные) деревья оказываются резистентными, а губительная деятельность ксилофагов имеет успех лишь по мере потери деревьями сопротивляемости. Этим и объясняются сукцессии групп ксилофагов: есть виды, нападающие на мало ослабленные деревья, другие появляются после деятельности первой группы — на постепенно теряющих сопротивляемость, а некоторые способны втачиваться лишь в погибшую древесину.

В экологии животных паразитические явления отмечены и без обитания в организме хозяина. Такая форма приспособления требует от паразита в необходимое для него время розыска объекта нападения; например, кровососущие членистоногие ограничиваются взятием порции крови у различных особей.

Аналогично этому поведение насекомых-опылителей, которые для добывания своего корма — нектара или пыльцы — посещают растения, к которым приспособились в процессе длительной коэволюции. «Энтомофилия» растений, т. е. опыление их с помощью насекомых (теперь известно, что не только насекомых), настолько известна как пример мутуалистической (взаимовыгодной) связи, что оказалась забытой ее трофическая основа. Потери некоторого количества нектара и пыльцы оказались возмещенными лучшим состоянием перекрестно опыленных особей. В силу этого обстоятельства тенденции в коэволюции насекомых-опылителей и энтомофильных растений, казалось бы, совпали: первые совершенствовали свои способности отыскивания предпочитаемых цветков (к которым они адаптировались), а вторые вырабатывали привлекающие признаки (цвет, запах) и формы цветка, способствующие проникновению к нектару и пыльце. Однако, по современным воззрениям (Heinrich, 1977), наиболее приспособленными оказываются те растения, которые специфической структурой цветков ограничивают количество поставляемой ими пищи: калорийность ее должна быть достаточной для привлечения опылителя, но не должна полностью компенсировать энергетические затраты; тем самым стимулируются посещения еще и других цветков и обеспечивается максимум опыленных растений. Как видно, коэволюция ограничивает ресурс опылителей, поставляемый данным биогеоценозом и вместе с тем обеспечивает и ограничение урона растению, и максимум опылительной деятельности.

Приведенные примеры энтомофилии, галлообразования и ксилофагии представляют собой, как говорилось, своеобразную

форму симбиоза, построенного на кормовой связи, которая может быть характеризована как паразитизм. К паразитическим формам основательно отнести питание плодами и семенами (сопровождающееся развитием потомства внутри репродуктивных органов), минирование (с развитием внутри тканей). Все эти формы развивались коэволюционно и вызывали ряд адаптивных реакций, физиологических, биохимических и морфологических взаимоприспособлений на видовом уровне у каждого из партнеров по трофической связи.

Более опасен для растения тип питания, характеризуемый как хищничество. Однако накопилось некоторое количество наблюдений и исследований, касающихся резистенции растений и в отношении фитофагов-хищников.

У нас в Советском Союзе сопротивляемость растений была выявлена в первую очередь в отношении микроскопических фитотрофов. В 1928—1930 гг. в лаборатории экспериментальной биологии Московского зоопарка Б. П. Токиным было установлено, что любое растение (от бактерий до цветковых) продуцирует бактерицидные, фунгицидные и протистоцидные вещества, названные «фитонцидами» (от греч. «фитон» — растение и лат. «цедо» — убиваю)¹. Об открытии этих факторов иммунитета растений, было сообщено в 1930 г. на Всесоюзном съезде зоологов в Москве и на II Международном цитологическом конгрессе в Амстердаме (Токин, 1951).

Открытие вызвало интерес микробиологов, гистологов, ботаников, фармакологов и исследователей других специальностей. Началось изучение химической структуры фитонцидов, их воздействие на названные и другие группы организмов (в частности, и на насекомых). Создавали и испытывали фитонцидные препараты для медицины, ветеринарии и защиты растений. Наличие и действие фитонцидов признано таким же оборонительным свойством у растений, как фагоцитоз у животных. Было установлено, что содержание фитонцидов при повреждении растения может повышаться, а некоторые (именуемые фитоалексинами) возникают лишь в ответ на специфическую инфекцию; наряду с этим есть фитонциды, действующие как неспецифические ингибиторы. Помимо иммунологической, фитонциды выполняют, вероятно, и иные физиологические функции. Фитонциды не относятся к основным классам природных соединений — белкам, углеводам, жирам, а представляют собой комплекс глюкозидов, терпеноидов, дубильных веществ и других продуктов вторичного

¹ К сожалению, название построено в противоречии с формой подобных же терминов (фунгицид, бактерицид и т. п.), в которых перед ведущей частицей «цид» ставится не воздействующий организм, а объект воздействия (в приведенных примерах — гриб, бактерия). Нельзя было не считаться с тем, что до последнего времени «фитоцидность» понимали, как пагубное воздействие на растение; теперь же «фитонцидность» (с прибавлением одного «н») значит «подавляющее» действие, оказываемое растением.

метаболизма. Начиная с 1954 г., по проблеме фитонцидов каждые 2—3 года созываются совещания, однако сопротивлению растений членистоногим в этой проблеме отводится очень скромное место.

Первый объемистый обзор литературы под названием «Сопротивляемость растений» был выпущен в США (Beck, 1965). С. Бек обработал около 200 публикаций и сформулировал исходное положение: параллельная эволюция насекомого и кормового растения выражается в развитии защитных механизмов у растения и противодействующих механизмов у насекомого (последние включают и защиту от антибиотических реакций растения, и способность к продолжению питания).

Приведем из упомянутого обзора два определения резистентности растения. Одни авторы относили сюда способность избегать нападения, терпеть нанесенный урон, а также восстанавливаться после такового в большей мере, чем другие особи того же вида (Snelling, 1941, цит. по Beck, 1965); как видно, здесь рассматривается скорее степень, чем сущность резистентности особи. Пайнтер (Painter, 1958; цит. по Beck, 1965) к резистентности относит количество наследственных способностей, ограничивающих степень урона, а также способность сорта давать больший урожай и лучшие качества при той же плотности насекомых. Фенологическое ускользание от нападения, а также индуцированную, преходящую или случайную сопротивляемость Пайнтер называл «псевдорезистентностью», а к истинной резистентности относил лишь наследственную, генетически обусловленную способность к сопротивлению.

С. Бек обоснованно считал неправильным оценивать резистентность по эффекту сельскохозяйственного использования растения или по его выносливости (толерантности).

В окончательной формулировке Бека резистентность — это комплекс наследственных способностей, с помощью которых вид, раса, клон или особь растения может уменьшить возможность успешного его использования в качестве корма видом, расой, биотипом или особью насекомого.

С такой формулировкой можно было бы согласиться, но с дополнениями: 1) в число совокупностей и растений и насекомых внести популяцию; 2) после слова «может» ввести уточнение — «в конкретных условиях произрастания и отношений с фитофагом». Предполагаемое уточнение подчеркивает, что набор генотипически обеспеченных способностей представляет собой потенциальную возможность; при сложении фенотипа популяции она может осуществиться, однако лишь в той или иной среде обитания. Следует подчеркнуть, что резистентность, как известно, имеет еще и количественное измерение (степень ее интенсивности), временные (фенологические) и пространственные зависимости, а нередко и порог эффективности.

Предлагаемое уточнение восстанавливает в правах форму сопротивляемости, которую Пайнтер отвергает как псевдорезистенцию. Качества условий произрастания в данном биогеоценозе могут увеличивать или уменьшать мощность сопротивляемости растения, и это становится признаком конкретного фенотипа, а не случайностью, исключая наследственную способность генотипа. Таким образом, мы разграничиваем резистентность на видовом и популяционном уровнях.

Подчеркнем, что здесь и далее используется термин «резистентность» (резистенция), полностью равнозначный (синонимичный) русскому понятию «сопротивляемость» (сопротивление). По моему мнению, следует отказаться от часто применяемого в этом смысле термина «устойчивость»; последний можно понять и как стабильность (стойкость), и выносливость, что может быть и не связано с резистентностью. «Сопротивляемость» — смысловое противопоставление «поражаемости».

Резистентность, по Беку, может быть биофизической — в виде защитных образований, например жесткой листовой обертки у кукурузы или расположения смоляных сосудов у хвойных, которые заливают ходы, протачиваемые короедами.

К биохимическим формам резистенции С. Бекотнесены нарушения поведения фитофага после нападения (в частности, при питании), воздействия на его рост, метаморфоз, размножение. В этом мы видим сопротивляемость уже не на видовом и не на популяционном, а на индивидуальном уровне: резистенцию, оказываемую особью растения особи фитофага. Биохимическая сопротивляемость снижает выживание фитофагов и может сказаться по окончании питания.

В качестве примеров формирования таких факторов Бек отмечает, что подавление роста грибов зависит от того, что на бензольном ядре присутствует группа, растворяющая липиды, и от присутствия нитро- или аминогруппы по соседству с фенольным гидроксильной группой; противогрибное действие не зависит от оксозольного кольца. Подавление же роста личинок тесно связано с присутствием оксозольной или тиазольной групп; бензотриазол не нарушал питания, но подавлял рост, фенилбензотриазол нарушал питание, но если личинки приспособлялись к корму, их рост был нормальным. Приводя и другие примеры, Бек считает сомнительным возможность объяснить тот или иной случай резистентности только на базе биологической характеристики растения. Требуется больше данных о питании насекомых, об отношениях между их физиологическим состоянием, питанием и поведением, их сенсорных стимулах и о том, как стадии роста и состояние растения влияют на его резистентность.

В течение последующего десятилетия еще более повысился интерес к резистентности растений, в частности к продуктам их вторичного метаболизма. Подавляющее и даже токсическое действие вторичных веществ на животных, в частности на члени-

стоногих, выдвинуло проблему о способности фитофагов преодолевать противодействие растения¹.

В 1968 г. Орегонский университет (США) посвятил биохимической коэволюции свой годичный коллоквиум. П. Эрлих в докладе «Коэволюция и биология сообществ» (Ehrlich, 1970) отметил, что большинство биологов живут под впечатлением беззащитности растений, которые лишь ждут, что их съедят. На самом же деле ход эволюции большинства «жертв» направлен на то, чтобы выйти из сферы доступности для своих хищников, а последние стремятся либо еще больше расширить сферу своей деятельности, либо усовершенствовать способы атаки.

В 1973 г. на Международном конгрессе по систематической и эволюционной биологии (Боулдер, Колорадо, США) был проведен симпозиум по коэволюции животных и растений. Редакторы его трудов (Gilbert, Raven, 1975) отметили важность коэволюции (в частности, формирующей химическую коммуникацию) и трудность построения строгих математических моделей коэволюции, так как сложно интегрирование явлений, протекающих в эволюционном и экологическом времени.

Представление о биохимической коэволюции растений и кормящихся ими насекомых (Feeny, 1975) было ведущей темой названного симпозиума. Его основной тезис: выживание растений — результат их особенностей, сформировавшихся в коэволюции с нападающими организмами. Кормовые растения характеризуются вырабатываемыми вторичными веществами (алкалоиды, терпеноиды, глюкозиды), часто ядовитые для насекомых и других животных; иногда таксономически близкие кормовые растения имеют сходные вторичные вещества. Экспериментальных доказательств защитных функций вторичных веществ мало, так как они не отравляют фитофага, но постепенно снижают его жизненные способности, вызывают дополнительные метаболические затраты фитофага на детоксикацию корма. К тому же токсичные для фитофага вещества могут иметь в физиологии растения иные функции.

Выработка химических веществ растениями происходит не только в коэволюции с данным насекомым; она может быть реакцией на нападение других фитофагов или следствием конкуренции с другими растениями. Однако опыты на «некормовых» растениях приводят личинок к гибели, что указывает на невозможность таких переходов в природе.

Обзор этих данных приводит к заключению, что насекомые способны переносить в своем организме лишь определенный ряд химических веществ, а отсюда и потреблять лишь определенный ряд растений. Эволюционно вырабатываются механизмы дето-

¹ Наряду с этим можно было встретить публикации крупных энтомологов-популяционистов, утверждавших, что зависимость деятельности фитофагов от корма — редкий случай (Викторов, 1971).

ксикации корма и хемосенсорные системы, дающие возможность поселяться на предпочитаемых растениях. В эволюции «вооруженности» растения принуждены расходовать часть своего метаболического бюджета на физическую и химическую защиту, насекомые же должны отдавать часть ассимилированной энергии и вещества за способность к преодолению этих барьеров. В случаях изменения ареалов растения или насекомого коэволюция может нарушиться, могут возникнуть новые приспособления и в химическом составе, и в поведении. Растения могут утрачивать химическую защиту, приобретая возможности фенологических или экологических изменений. Эти данные также подтверждают высказанные выше соображения, что приспособление может быть и на популяционном уровне.

Редкие и эфемерные виды травянистых растений, пишет П. Фини, «ускользают» благодаря этим особенностям от потребителя в пространстве и времени. Древесные растения всегда «находимы», а потому должны защищаться созданием несъедобности своих тканей (задубление вырабатываемыми таннинами, снижение относительного количества азота и пр.).

В это же время, т. е. через десять лет после сводки С. Бека, появился новый объемистый обзор публикаций по физиологии сопротивляемости деревьев насекомым (Hanover, 1975). Дж. У. Гановер принял формулировку понятия резистенции, предложенную Беком, и подчеркнул необходимость и вместе с тем недостаточность участия генетиков и физиологов в изучении рассматриваемого явления. Была поставлена задача дать обзор знаний о механизмах резистенции и на его основе пересмотреть самую концепцию.

Дж. У. Гановер предлагает схему взаимодействий в системе дерево — насекомое, в которой предусмотрены возможности опознавания и использования корма (его признаки и питательная характеристика); корм определяет поведение потребителя. Оба члена трофической связи рассматриваются как генотипы, испытывающие изменения среды и вырабатывающие необходимые реакции. Нарушение кормовой связи может быть вызвано морфологическими и анатомическими изменениями дерева (например, изменением сети смоляных ходов), формированием репеллентов и аттрактантов, изменением питательной характеристики поедаемых тканей. Отмечено, что хотя любой зеленый лист, вероятно, располагает потребным для насекомых питательным материалом, однако специфические особенности растений порождают предпочтение к одним видам и невозможность выкормки на других. Здесь могут сыграть свою роль воздействия токсинов, ингибиторов роста или репродукции, недостаток конкретных питательных элементов, неблагоприятное соотношение углеводов и белков, присутствие детеррентов питания. Все эти особенности могут быть результатом конкретных условий среды.

Особо важная роль в резистентности свойственна вторичным соединениям, биосинтез которых представляет собой ряд отклонений от первичных метаболических путей. Большое (возможно, близкое к 1000) количество таких веществ в бесконечном числе их комбинаций на данном дереве, их устойчивость к изменениям среды (по сравнению с продуктами первичного обмена), — все это требует адаптаций со стороны фитофагов. В число вторичных веществ входят многие фенольные производные (ацетогенины, хиноны, танины и пр., действующие как токсиканты, ингибиторы роста личинок и их развития), воска (создающие защитный покров на тканях), алкалоиды, терпены. Последние привлекли особое внимание исследователей, выявивших чрезвычайную изменчивость их концентраций и соотношений, что меняет и их аттрактивность, и токсичность, и прочие качества, а отсюда — их значение для поражаемости или, напротив, резистентности тканей растения.

Рассмотренные материалы показывают, что растения располагают разнообразным набором достаточно мощных средств сопротивления нападающим на них фитофагам. Однако это сопротивление преодолимо, поскольку речь идет об организмах, состоящих в трофической связи; следовательно, отдельные особи, биотипы, расы, популяции данного вида фитофага в той или иной мере все же питаются особями, клонами, расами или популяциями конкретного вида растения. Вместе с тем практически невероятна полная гибель популяции (или другой совокупности особей) одного из трофически взаимодействующих видов: ни фитофаги не гибнут от полной бескормицы, ни предпочитаемые ими растения не бывают съедены до нуля. Огромный запас наблюдений о фактическом сосуществовании партнеров-противников показывает, что отбор в их популяциях происходит под взаимным контролем: наиболее приспособленные индивидуумы фитофага выживают потому, что лучше других выкармливаются; а от того, что они в первую очередь поражают слабо сопротивляющиеся особи, в популяции кормового растения выживают наиболее резистентные.

В онтогенезе каждой особи любого организма успех ее борьбы за существование определяется, во-первых, индивидуальными чертами ее самой, во-вторых, характеристиками каждой особи, с которыми она вступает во взаимодействия, и, в-третьих, — случайным стечением обстоятельств. По сути дела, фактическое выживание — это занятие экологической ниши на индивидуальном уровне: осуществляется, во-первых, способность выкормиться (найти и усвоить корм) и, во-вторых, — способность уцелеть при столкновениях с врагами или отрицательными абиотическими условиями среды; разумеется, и то и другое удастся при таком стечении обстоятельств, когда противодействия оказываются преодолимыми.

Подчеркнем, что фитофаг в силу специфических приспособлений многих животных начинает свою личиночную жизнь, будучи в той или иной мере обеспеченным доступом к корму (нередко яйца бывают отложены на кормовой субстрат), а дальнейшее его существование обеспечено некоторым укрытием от врагов. Растение же в значительно большей мере зависит от случайного стечения обстоятельств и в отношении возможности укорениться, и пройти дальнейшие стадии развития, и уцелеть при нападениях врагов, которые на протяжении длительного периода роста и поспевания дерева бывают многочисленны и разнообразны. Заметим, что воздействия различных обстоятельств определяются не только двусторонними взаимодействиями фитофага и кормового дерева, но и их взаимодействиями с условиями среды. Среда же, с одной стороны, определена биогеоценотическим процессом (ритмикой существования всей системы БГЦ), а с другой — реакциями ценосреды на взаимодействия фитофага и растения, например уничтожение листвы или изменение характера опада на почву.

Основной вывод: естественный отбор, постоянно сопровождающий борьбу за существование, непрерывно поддерживает дифференциацию особей каждой популяции по количественным показателям жизнеспособности (выживаемости). Жизнеспособность, иначе говоря, удовлетворительная приспособленность обеспечивается тем, что энергетические затраты, производимые особью, в достаточной мере компенсируются усвоением новой энергии. Если же затраты не восполняются в процессе питания, особь обречена на гибель.

Коэволюция и взаимоприспособление партнеров-противников состоят в следующем. Фитофаг вырабатывает способности потребить и усвоить максимум корма при минимуме энергетических затрат. Кормовое растение, со своей стороны, вырабатывает защитные приспособления и реакции, компенсирующие наносимый урон и позволяющие продолжать вегетацию; вместе с тем оно стремится затруднить потребление и усвоение своих тканей и оказывает отрицательное воздействие на фитофага.

Коэволюция обоих партнеров сопровождается отбором экологических, этологических, физиологических, морфологических и прочих приспособлений у обоих. Естественный отбор непрерывно элиминирует неприспособленных, а у выживших особей совершенствует их способности: у фитофага — поражать, у растения — сопротивляться. Элиминирующий отбор в популяции фитофага усиливается тем, что недостаточно приспособленные (не выкармливающиеся до нормы) оставляют неполноценное потомство (меньше по численности и с меньшей выживаемостью). Фитофагу важна не только агрессивность, но и способность противостоять подавляющим условиям среды, в том числе и реакциям сопротивляющегося растения; если питание такими особями оказывает отрицательный эффект на фитофага (низкая усвояемость,

отравление и т. п.), то снижается его упитанность и плодovitость, а в процессе микроэволюции он может перейти на другие виды корма.

Изложенное показывает, что реальность повышения сопротивляемости растения и агрессивности насекомого на видовом и популяционном уровнях в конечном счете решается на индивидуальном уровне, т. е. в столкновениях особей; однако их отбор способствует улучшению популяционных фенотипов.

Привлекает внимание то обстоятельство, что исследования, рассмотренные в сводках С. Бека, П. Фини, Дж. У. Гановера, и их собственные формулировки трактуют биохимическую резистенцию, как контратаку поражаемого фитофагом растения. Она выражается в выделении специфических веществ, которые в разных формах и с разной силой антибиотически влияют на фитофага.

Однако, ни один из авторов не ставит вопроса, который, казалось бы, должен возникнуть при подходе к анализу биохимической резистенции. Каков стимул возникновения вторичных веществ, которыми атакуемое растение противодействует фитофагу?

Логически (биологически!) рассуждая, трудно представить себе, что система биохимических реакций растения, которая направлена на фотосинтез, т. е. на построение тканей, при нападении фитофага мгновенно обращается на создание антибиотических веществ.

Правильнее допустить, что ассимилирующий аппарат, пораженный воздействием фитофага, в какой-то мере продолжает функционировать в свойственном ему направлении, но нанесенное повреждение изменяет ход (возможно, порядок) реакций. Возникает своеобразный «патологический синтез», создающий вторичные вещества. Предлагаемое мною наименование тем более закономерно, что в ходе событий можно заметить сходство с фазами адаптационного синдрома (по Селье): фаза тревоги интенсифицирует фотосинтез и тем самым обеспечивает резистентность растения, которая требует повышенных затрат и может привести к истощению.

Патологический синтез — первичная реакция, направленная на регенерацию потерянных тканей и на обеспечение продолжения существования. Вторичная реакция растения — формирование листьев из спящих почек — осуществляется после того, как подавляющая деятельность фитофага закончится вследствие окукливания, миграции, а иногда — его гибели. Очевидно, что вследствие повышенной скорости и нарушения аппарата синтезируемые соединения, поступающие на репарацию хлорофиллоносных тканей, отличаются от пластических веществ, создаваемых интактными растениями. Антибиотическое воздействие этих веществ на фитофага — явление особое, к нему мы вернемся ниже.

Здесь уместно остановиться и на том обстоятельстве, что описываемые ниже советские исследования взаимодействия фитофага и растения имеют большое принципиальное значение.

Физиолог растений В. Н. Любименко (1921; Любименко, Петелина, 1922) специальными опытами с отрезанием части листьев редиски и желтого люпина показал, что даже при утрате 75% листовой поверхности продуктивность оперированных растений не уменьшалась. Причиной, по данным исследователя, была концентрация хлорофилла в хлоропластах и возрастание энергии фотосинтеза. Энтомолог К. И. Попов (1950) установил, что уменьшение насекомыми ассимиляционной поверхности всходов сельскохозяйственных растений угнетает их жизненные процессы, а наряду с этим усиливает их фотосинтез; позднее он же (Попов, 1959) выявил у растений и не на самых ранних стадиях их развития способность регенерировать поврежденную листву. В 1969 г. автору настоящей статьи были продемонстрированы учеты повреждения деревьев, проводившиеся Институтом экологии Польской Академии наук; результаты этих учетов опубликованы совсем недавно (Kaczmarek, Wasilewski, 1977), но уже в 1969 г. было установлено, что листья отвечают немедленной репарацией нанесенного им урона. Компенсацию ущерба, наносимого насекомыми листьям (во всяком случае в начале повреждения), подтвердили и наши исследования (Рафес, Гниненко, Соколов, 1972; Рафес, Соколов, 1976).

Однако сущность явления была разъяснена лишь данными физиолога А. Т. Мокроносова (1970; Мокроносов, Иванова, 1971; Мокроносов, Рафес, 1975). Исходное положение состоит в том, что нормальному состоянию растения соответствует такая площадь листьев, при которой потребности эпигенетических процессов обеспечиваются средней скоростью фотосинтеза; средняя скорость значительно меньше потенциальной возможности хлоропласта. В онтогенезе растений, по-видимому, действует механизм, поддерживающий нормальные отношения между фотосинтезирующей поверхностью и потребляющими органами.

При частичной потере листьев повышается функциональная нагрузка на единицу синтезирующей поверхности. Тогда регулирующий механизм прекращает отток пластических веществ из листьев и обеспечивает увеличение скорости синтеза.

Антибиотическое воздействие на фитофага веществ, вырабатываемых растением, возникло, как мне представляется, на следующем этапе коэволюции растения и фитофага, т. е. после того, как растение приобрело способность синтезировать вещества, восстанавливающие утраченные ткани. В ходе дальнейшей эволюции данного растения естественный отбор закрепляет те реакции вторичного метаболизма, которые обеспечивали создание веществ, не только репарирующих поврежденные ткани, но и так или иначе подавляющие данного фитофага. Примером может служить обнаруженный в корнях картофеля (а позднее — еще

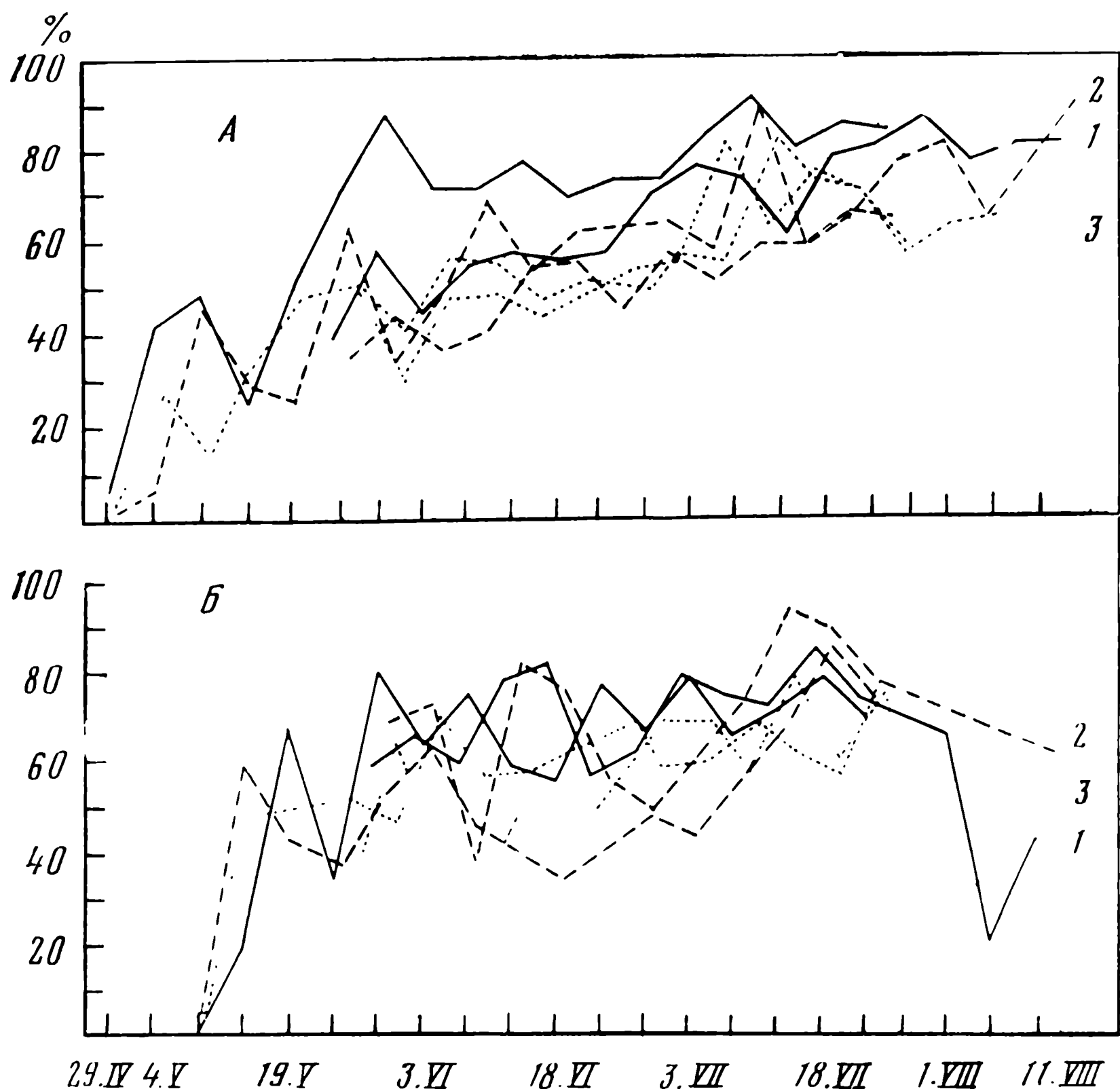


Рис. 1. Общая поврежденность листьев березы (А) и осины (Б) за 2 года учетов: кривые с конца мая до начала августа — 1972 г., с конца апреля до конца июля — 1973 г.

1, 2, 3 — номера участков

в 35 видах растений) ингибитор протеиназы; его низкое содержание в интактных растениях резко нарастает в случае их повреждения (Ryan, Green, 1974). Такой ответ, наиболее вероятно, выработан в коэволюции с фитофагами, но автоматически осуществляется во всех случаях повреждения листвы; в результате повторения одинаковых раздражителей реакция стала неспецифической.

Специальными исследованиями «фоновых» (постоянно присутствующих, но малочисленных) или «индифферентных» (не реагирующих на сезонные изменения) вредителей березы, осины и двух видов ив (Рафес, Соколов, 1976) было выяснено их воздействие на кормовые деревья (рис. 1). Повреждения листьев этой группой членистоногих начинаются весной; к моменту до-

стижения листьями нормальных размеров (начало июня) 60—70% из них оказываются пораженными. Как правило, на каждой пластинке обнаруживаются повреждения лишь одного какого-нибудь типа: погрызы (чаще всего) или мины, или искривления от повреждений тлями, или скручивание листа, галлы и пр. Со времени окончания развития листьев и до конца сезона число повреждений фоновыми вредителями почти не нарастает; в каждой кроне остается в среднем — 30—40% листьев нетронутыми. Абсолютно сухой вес поврежденных листьев оказывается равным весу неповрежденных за счет разрастания пластинок. Это свидетельствует о компенсаторной гиперфункции хлоропластов. Общая величина поражения фоновыми фитофагами (с незначительным повреждением каждой пластинки) по годам мало колеблется; она соответствует запасу листвы кормового дерева в данном биогеоценозе.

Что же останавливает увеличение повреждений, наносимых фоновыми вредителями? Наблюдения не выявили воздействия их врагов. Есть основания предполагать, что деятельность фотосинтетического аппарата, направленная на восстановление площади пораженных листьев, характеризуется образованием компенсаторных веществ (несвойственных здоровым тканям), которые обладают антибиотическими или репеллентными свойствами. Замечено, что различные виды повреждений характеризуются разными типами репелленции; одни отпугивают всех фитофагов, в том числе и того же вида; другие отпугивают лишь особей не своего вида. Некоторые повреждения, возможно, не вызывают репелленции. Распространение репеллентных веществ, накопившихся в кроне после поражения 60—70% листьев, делает несъедобным сохранившийся ассимиляционный аппарат и тем самым ограничивает размеры популяций фоновых вредителей. Защитные свойства, индуцированные их повреждениями, оказываются эффективными только против этой группы видов (недействительны против массовых) и утрачиваются с осенним опадом. Весенняя листва вновь доступна для нападения фоновых вредителей.

Из этого следует, что установившиеся размеры ценопопуляций фоновых вредителей конкретного биогеоценоза ограничиваются не емкостью листьев, продуцируемых кормовыми деревьями, а сопротивлением, которое оказывают эти последние после ежегодного поражения листвы. Исследованная древесная растительность допускает поражение 60—70% листьев кроны, но суммарная потеря листовой массы (в абсолютно сухом весе) определяется единицами или даже долями процентов. Накопленные же репеллентные свойства препятствуют дальнейшему поражению фотосинтетического аппарата. Такие потери, видимо, и есть тот предел урона, к которому адаптированы кормовые растения, и тот предел ресурса, который обуславливает размер популяций фоновых вредителей.

Виды с колебаниями плотности по циклам урожайных лет, как правило, впадают в диапаузу на период отсутствия корма. Примером может служить еловая шишковая листовертка (*Laspeyresia strobilella* L.), динамика популяций которой описана Г. В. Стадницким (1971 и др.). Изменения плотности диапаузирующей и активной части ее популяции, по данным названного

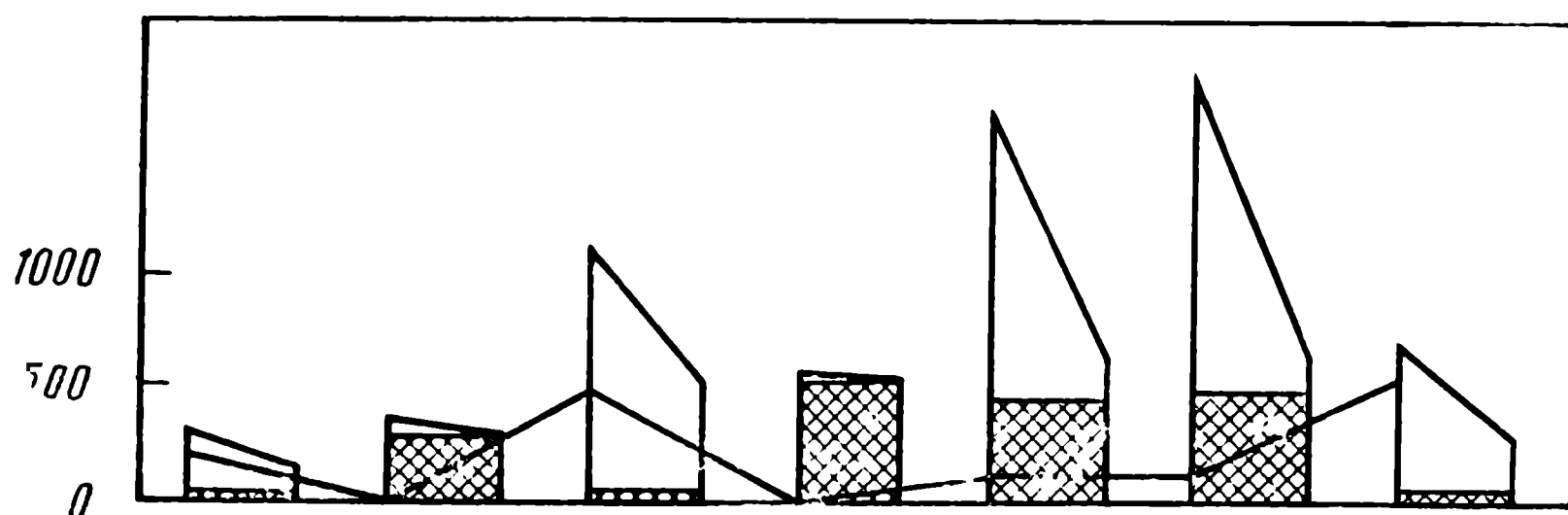


Рис. 2. Деятельность еловой шишковой листовертки за 7 лет в зависимости от урожайности ели. Высота сторон четырехугольников отражает численность популяции на 1 крону в начале (левый верхний угол) и в конце сезона (правый верхний угол); диапаузирующая часть популяции темная; урожай шишек — пересекающаяся кривая

автора, представлены на рис. 2. В урожайные годы обилие шишек обеспечивает и питание вредителей, и семенное возобновление ели (за счет остатка неповрежденных). На графике показано, что в неурожайные годы понижается относительное количество активно действующих особей, но вследствие недостатка корма плотность гусениц в шишке становится губельной для них. Так, в 1, 3 и 7-й (урожайные) годы число вредителей колебалось в пределах 1,3—2,4 гусеницы на 1 шишку, а во 2 и 4-й (неурожайные) соответственно было 66 и 109. Известно, что такие породы деревьев немного плодоносят и в неурожайные годы; случайно недиапаузирующие особи вредителей заселяют в эти сезоны появившиеся редкие плоды, переуплотняют их и гибнут от недокорма. В конечном счете не выживают ни семена, ни их потребители, генотипически не обеспечивающие циклического развития. Так, естественным отбором сохраняется важный и для «жертвы», и для «хищника» адаптивный признак — цикличность.

Циклическое плодоношение индуцирует у вредителей плодов возникновение диапаузы на время отсутствия урожая; размер популяций циклических вредителей, очевидно, кондиционирован величиной плодоношения в урожайные годы. Поколения их в неурожайные годы изымаются с гибелью заселенных ими плодов. Враги вредителей плодов повышают свою численность лишь в урожайные годы, когда популяции фитофагов имеют высокую плотность; поэтому регулирующего воздействия враги не оказывают.

Характерно, что в размерах популяций стволовых вредителей обычно не бывает резких колебаний, так как они нападают на ослабленные и отмирающие переспелые деревья или оказавшиеся в неблагоприятных условиях. Относительное количество ежегодного ослабления части древостоя специфично для биогеоценоза и определяет его емкость, а следовательно, и размеры популяций стволовых вредителей. По этому признаку они сходны с фоновыми или циклическими вредителями. Могло показаться удивительным, что лубоед *Dendroctonus ponderosae* Hopk. (Cole, 1975) ежегодно поражает «наиболее жизнеспособные» деревья. Однако здесь нет противоречия с общеизвестными наблюдениями: дендроктон ежегодно избирает достигшие наибольшей спелости деревья, лишь имеющие вид «жизнеспособных», так как они достигли максимума роста и развития; к моменту заселения они уже утрачивают сопротивляемость.

Наиболее спорным был и остается вопрос о причинах возникновения массовых размножений вредителей листвы и хвои. Рассмотрим в качестве примера материалы о массовом размножении непарного шелкопряда (*Operia dispar* L.) в Челябинской области 1950—1956, 1958—1968 гг. и возобновившемся в 1974 г. (Распопов, Рафес, 1978). Начало его мы объясняем улучшением кормовых условий в засушливые сезоны, предшествовавшие размножению, а также в период вспышки. Это предположение подтверждается подъемом плодовитости самок: среднее число яиц в кладке поднялось со 130 и к 1960 г. достигло почти 400. Как видно на рис. 3, за резкими падениями плотности популяции в 1961 и 1967 гг. вследствие неблагоприятных погод, немедленно в популяции восстанавливалась и высокая плотность, и высокая плодовитость. Из этого мы сделали вывод, что массовое размножение было обеспечено благоприятными (в первую очередь кормовыми) условиями в березняках (предпочитаемая порода непарного шелкопряда в Зауралье). Энтомофаги накопились для реального воздействия лишь к 1968 г. С 1970 до 1974 г. на 27 учетных площадях обнаруживались единичные яйцекладки (одна — на 6—9 тыс. стволов) со средней численностью 258 (31—431) яиц. В 1974—1975 гг., когда размножение пошло на подъем, среднее число яиц в кладке достигло 524 (82—1066) и держалось на этом уровне в 1976 и 1977 гг.; вспышка росла и по плотности яйцекладок и по охвату территорий. Еще один вывод основывается на возбуждении репеллентности в повреждаемой листве, которая была отмечена у фоновых вредителей (Рафес, Соколов, 1976); обогащение почв отходами от жизнедеятельности вредителя создает, по моему мнению, специфичность питания растений и содействует накоплению их резистентности к непарному шелкопряду. Листва становится непригодной для питания его гусениц, популяция вредителя подавляется голодом, размножившимися энтомофагами и болезнями. Мною была высказана гипотеза о накоплении резистентности по отношению к массовым вре-

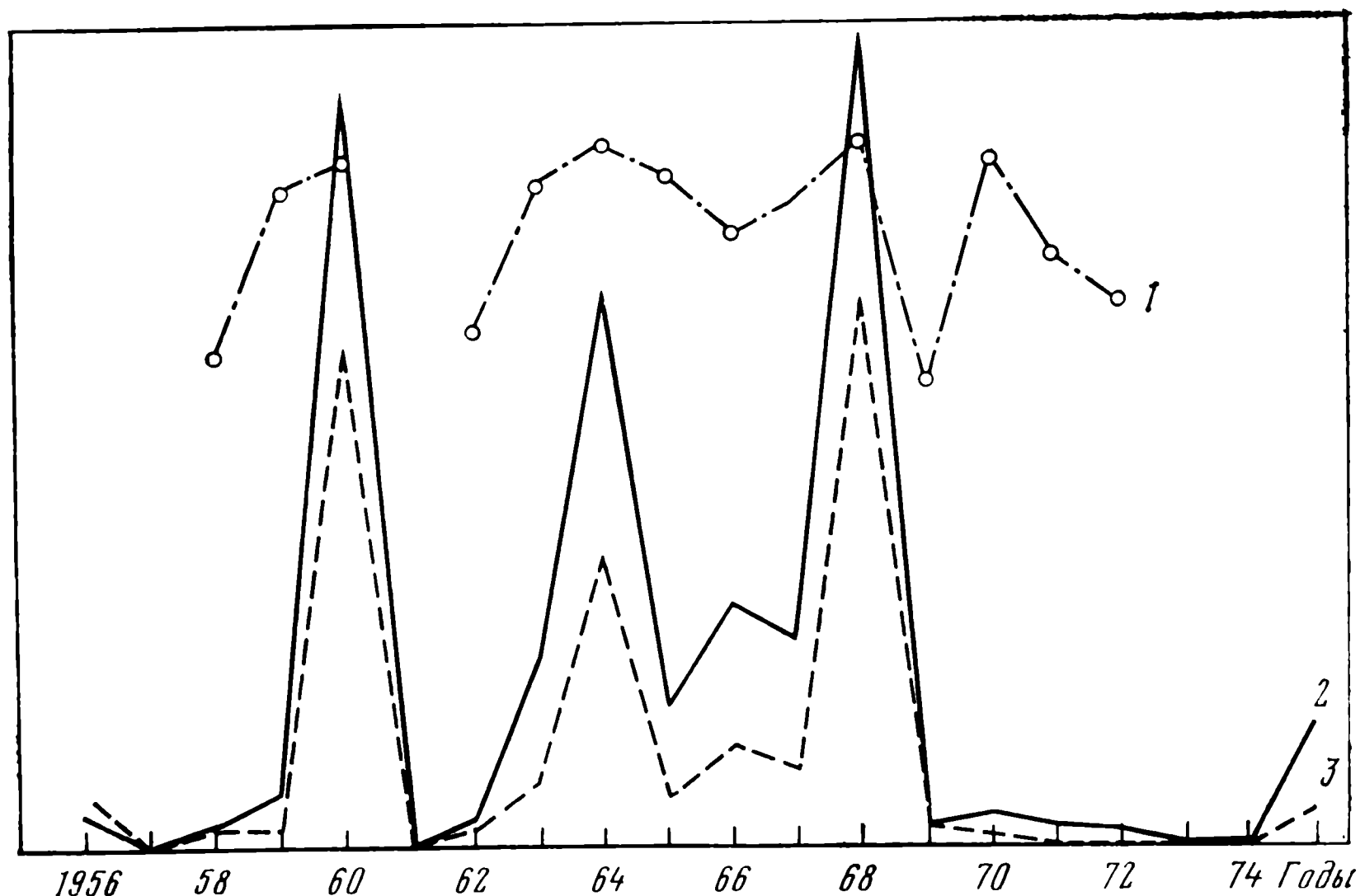


Рис. 3. Динамика популяций непарного шелкопряда в Челябинской обл. за 1956—1976 гг.

Средние числа: 1 — яиц в кладке; 2 — яиц на 1 дерево; 3 — яйцекладок на 100 деревьев. Вертикальная шкала логарифмическая

дителям в процессе повторного в течение ряда лет синтеза специфических веществ, если в этот период продолжалась вспышка их размножения (Рафес, 1974). С течением времени такая резистентность, по моему мнению, должна иссякать, т. е. новое нападение становится возможным при условии вновь пониженной сопротивляемости растения.

* * *

Как подчеркнуто выше, занятие организмом экологической ниши, по Элтону, есть установление его отношений и с кормом, и с врагами. Автор же сосредоточил внимание лишь на преодолении сопротивления, которое встречает фитофаг со стороны корма и не коснулся взаимоотношений фитофага с врагами.

В статье показана зависимость мощности каждого потребителя от плотности популяции его жертвы и подчеркнута универсальность этого принципа. Широко признано, что нормальная плотность популяции каждого хищника, паразита или болезнетворного организма определяется нормальной продукцией плотности фитофага, за счет которой они живут. Обратная связь обеспечивает подавляющую мощность хищника при росте плотности жертвы. Таким взаимодействиям посвящена обширная литература, что освобождает автора от их описания. Автор же

стремился показать, что увеличение кормового ресурса фитофага также позволяет ему повысить плотность, а тем самым и подавляющую мощность своей популяции; по отношению к растению он — «хищник». Вместе с тем необходимо было показать, что установление отношений фитофага с кормом не так просто, как это кажется.

Л и т е р а т у р а

- Викторов Г. А. Трофическая и синтетическая теория динамики численности насекомых.— Зоол. журн., 1971, 50, вып. 3, с. 361—372.
- Ковалевская Н. И. Сравнительное изучение усвоения пищи и ее химических компонентов некоторыми чешуекрылыми вредителями березы.— Журн. общ. биол., 1977, 38, № 2, с. 237—244.
- Любименко В. Н. К вопросу о функциональной энергии листа в фотосинтезе.— Изв. Петроградск. научн. ин-та им. Лесгафта, 1921, 4, с. 175—187.
- Любименко В. Н., Петелина А. М. Еще к вопросу о функциональной энергии листа в фотосинтезе.— Изв. Главн. бот. сада РСФСР, 1922, 21, вып. 2, с. 73—86.
- Макфэдьен Э. Экология животных. М.: Мир, 1965.
- Мокроносов А. Т. Регуляция фотосинтеза.— Уч. зап. Уральск. гос. ун-та, 1970, № 58, вып. 1. Сер. биол. Свердловск, с. 8—15.
- Мокроносов А. Т., Иванова Н. А. Особенности фотосинтетической функции при частичной дефолиации растений.— Физиол. растений, 1971, 18, вып. 4, с. 668—676.
- Мокроносов А. Т., Рафес П. М. Реакция фотосинтетического аппарата на повреждение листогрызущими насекомыми.— В кн.: Пробл. онкол. и тератол. растений. Л.: Наука, 1975, с. 173—177.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975.
- Попов К. И. К экологии растений, поврежденных в фазу всходов листогрызущими насекомыми.— В кн.: Массов. размножения животных и их прогнозы. Тез. докл. 2-й экол. конф. Киев, 1950, ч. 1, с. 163—166.
- Попов К. И. Биологические основы выносливости сельскохозяйственных растений к повреждениям листогрызущими насекомыми.— Тез. докл. IV Съезда ВЭО. М.—Л. 1959, т. 1, с. 134—137.
- Распопов П. М., Рафес П. М. Динамика популяций растительноядных членистоногих как причина и как следствие изменений среды обитания.— В кн.: Биологические методы оценки состояния природной среды человека. М.: Наука, 1978, с. 35—57.
- Рафес П. М. Массовые размножения вредных насекомых как особые случаи круговорота веществ и энергии в лесном биогеоценозе.— В кн.: Защита леса от вредн. насекомых. М.: Наука, 1964, с. 3—57.
- Рафес П. М. Роль и значение растительноядных насекомых в лесу. М.: Наука, 1968.
- Рафес П. М. Исследование динамики популяций конкурирующих видов листогрызущих вредителей березы.— Докл. АН СССР, 1974, 214, № 6, с. 1431—1433.
- Рафес П. М., Гниненко Ю. И., Соколов В. К. О взаимодействиях дерева и листогрызущих насекомых.— Бюл. Моск. об-ва. испыт. прир. Отд. биол., 1972, № 6, с. 8—19.
- Рафес П. М., Соколов В. К. О взаимодействии фоновых вредителей с кормовым деревом.— Докл. АН СССР, 1976., 228, № 1, с. 246—247.
- Стадницкий Г. В. Математическая модель динамики выживания растительноядных насекомых в течение одной генерации.— Зоол. журн., 1971, 50, вып. 7, с. 1011—1020.
- Токин Б. П. Фитонциды. М.: Изд-во АМН, 1951, 238 с.
- Beck S. D. Resistance of plants.— Ann. Rev. Entomol., 1965, 10, p. 207—232.
- Coevolution of animals and plants/Ed. L. E. Gilbert, P. H. Raven. Austin: London: Univ. Texas Press, 1975.

- Cole W. E.* Interpreting some mortality factor interactions within Mountain pine beetle broods.— *Environ. Entomol.*, 1975, 4, N 1, p. 97—102.
- DeBach P.* The competitive displacement and coexistence principles.— *Ann. Rev. Entomol.*, 1966, 11, p. 183—212.
- Ehrlich P. R.* Coevolution and the biology of communities.— In: *Biochemical Coevolution. Proc. 29th Annu. Biol. Colloquium, Oregon State Univ., Apr. 1968*: Corvallis: Oregon State Univ. Press, 1970, p. 1—11.
- Elton Ch.* *Animal ecology*. London: Sidgwick, Jackson, 1927, 9, 207 p.
- Elton C. S.* *Animal ecology*. London: Chapman and Hall, 1966.
- Feeny P.* Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores.— In: *Coevolution of animals and plants*/Ed. L. E. Gilbert, P. H. Raven. Austin; London: Univ. Texas Press, 1975, p. 3—19.
- Hanover J. W.* Physiology of tree resistance to insects.— *Annu. Rev. Entom.*, 1975, 20, p. 75—95.
- Haukioja E., Hakala T.* Herbivore cycles and periodic outbreaks.— *Rept Kevo Subarctic Res. Stat.*, 1975, 12, p. 1—9.
- Heinrich B.* Pollination energetics: an ecosystem approach.— In: *The role of Arthropods in Forest Ecosystems*/Ed. W. J. Mattson. New York; Heidelberg; Berlin: Springer-Verl., 1977, p. 41—48.
- Kaczmarek M., Wasilewski A.* Dynamics of numbers of the leaf-eating insects and its effect on foliage production in the «Grabowy» reserve in the Kampinos national park.— *Ekol. pol.*, 1977, 25, N 4, p. 653—673.
- Ryan C. A., Green T. R.* Protease inhibitors in natural plant protection.— In: *Metabolism and regulation of secondary plant products*/Ed. V. C. Runeckles, E. E. Conn, New York; San Francisco; London; Acad. Press, 1974, p. 123—140.
- Slobodkin L. B.* *Growth and regulation at animal populations*. New York; Chicago; London: Holt, Rinehart, Winston, 1963.

ДРЕВОЯДНЫЕ НАСЕКОМЫЕ В ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ

Г. В. Линдеман

Лаборатория лесоведения АН СССР

В лесах наиболее важны три основные экологические группы беспозвоночных: почвенные сапрофаги, фитофаги — потребители зеленых частей деревьев и ксилофаги — потребители луба, коры и древесины. Характер деятельности и биогеоценотическая роль первых двух групп вполне укладывается в традиционные представления о сапрофагах и фитофагах.

Гораздо труднее уложить в такую общепринятую схему ксилофагов. Это насекомые, не способные жить на вполне здоровых деревьях; они образуют последовательный экологический ряд от обитателей ослабленных, но живых и жизнеспособных деревьев к обитателям необратимо ослабленных, отмирающих, свежесотмерших и сухих деревьев. Далее следуют обитатели гнилой древесины и, наконец, почвенные сапрофаги, завершающие ее разложение. Таким образом, здесь наблюдается постепенный переход от своеобразных фитофагов к типичным сапрофагам. Насекомые — обитатели ослабленных или отмирающих древесных тканей — образуют своеобразную жизненную форму и выполняют важные специфические функции в лесных сообществах.

Неспособность ксилофагов заселять здоровые деревья можно объяснить следующим образом. На древесных растениях различаются легковосстановимые части (листья, хвоя, молодые побеги, тонкие корни) и трудновосстановимые (луб и древесина ствола, крупных ветвей и толстых корней). В ходе совместной эволюции древесных растений и животных-фитофагов складываются устойчивые сочетания (консорции), допускающие длительное сосуществование популяций: и кормового растения, и фитофагов. Здоровые деревья во многих случаях доступны для повреждения насекомыми — потребителями легковосстановимых частей; при умеренном повреждении дерево обычно восстанавливает утраченные органы в том же сезоне или на следующий год. Устойчивая же консорция с участием дерева и насекомых, способных интенсивно разрушать здоровые луб и древесину, сложиться не может, так как эти повреждения быстро приведут дерево к гибели. Жизнеспособны лишь те формы деревьев, которые в здоровом состоянии недоступны для повреждения ксилофагами, обитающими в этих же сообществах. Таким образом, эколо-

гическая ниша потребителей луба и древесины здоровых деревьев остается незанятой.

Предками большинства насекомых — обитателей ослабленных деревьев — были сапрофаги, потребители мертвой разрушающейся древесины. Среди жуков-дровосеков (Cerambycidae) личинки примитивных групп (Prioninae, Lepturinae) и сейчас развиваются преимущественно в гнилой древесине, тогда как наиболее совершенные формы (Lamiinae) обитают главным образом на ослабленных или отмирающих деревьях. Видимо, в ходе эволюции семейства эти дровосеки наращивали свою физиологическую активность и осваивали все более жизнеспособные деревья, но вынуждены остановиться на ослабленных.

Другая, сравнительно немногочисленная группа древоядных насекомых происходит от потребителей легковосстановимых частей дерева. Это древоядные перепончатокрылые — рогахвосты (семейства Xiphydriidae и Siricidae) и чешуекрылые — древо-точцы и стеклянницы (семейства Aegeriidae и Cossidae). Предками первых были скрытноживущие обитатели зеленых частей растений (Малышев, 1966), вторые, видимо, происходят от обитателей молодых неодревесневших побегов. Гусеницы некоторых стеклянниц и теперь могут начинать развитие в таких побегах, а у древесницы въедливой (*Zeuzera pyrina* L.) иногда даже в черешках ясеневых листьев. Перейдя на трудновосстановимые части деревьев, эти ксилофаги столкнулись с защитными реакциями дерева и оказались в той же экологической нише, что и жесткокрылые, произошедшие от сапрофагов, составив вместе с ними одну экологическую группу своеобразных фитофагов, за которыми в лесной энтомологии утвердилось не вполне точное название «стволовые вредители».

«Стремление» (в эволюционном плане) ксилофагов освоить для питания максимально жизнеспособные стволы, ветви и крупные корни деревьев вполне оправданно, так как оно сулит немалые преимущества: по сравнению с открытоживущими потребителями листьев и хвои — защиту от резких колебаний погоды, от многих хищников и паразитов; по сравнению с потребителями мертвой и гнилой древесины — калорийную и легкоусвояемую пищу, богатую белками и растворимыми углеводами, почти отсутствующими в гнилой древесине, что позволяет личинкам быстрее закончить развитие, а взрослым насекомым во многих случаях приступить к размножению без дополнительного питания¹.

Следует упомянуть и о некоторых кажущихся исключениях из общего правила. Имеются немногочисленные виды насеко-

¹ Дополнительное и возобновительное питание, тем не менее, свойственно многим стволовым вредителям, преимущественно жукам. Практический интерес представляют те многочисленные случаи, когда жуки перелетают на здоровые деревья и здесь питаются листьями, побегами или лубом.

мых, которые питаются тканями стволов и ветвей, но не приносят заселенному участку дерева заметного вреда и не вызывают бурной защитной реакции, а поэтому способны жить на здоровых деревьях. Таковы, например, очень мелкие гусеницы молей рода *Gracilaria* (семейство *Gracilariidae*), прокладывающие плоские поверхностные ходы под эпидермисом здоровых молодых стволов дуба. Луб под этими ходами не отмирает. В редких случаях такой же образ жизни удается вести и насекомым, обычно выступающим в роли типичных стволовых вредителей: златки рода *Lampra* могут, по-видимому, иногда успешно развиваться на вполне здоровых стволах старых лиственных деревьев с очень толстой корой (в Европе — *L. decipiens* на вязе гладком, в Центральной Азии и на Дальнем Востоке — *L. chinganensis* на вязе мелколистном). Личинки живут на границе живой коры и пробки, ходы мало затрагивают живые ткани и не причиняют стволу заметных повреждений.

Активные механизмы защиты, препятствующие поселению стволовых вредителей (соко- и смоловыделение, зарастание ходов и др.), и у лиственных, и у хвойных деревьев защищают преимущественно периферические живые части — кору, луб и заболонь. Ткани нормального, не пораженного гнилью ядра или спелой древесины, обычно прикрытые живыми тканями, лишены активной защиты от древоядных насекомых и в местах поранения коры и заболони могут быть заселены ими. Большие механические повреждения, обнажающие ядро, всегда опасны, главным образом как «ворота» для грибной инфекции, но в естественных условиях такие повреждения на относительно молодых деревьях встречаются редко. Заселение обнаженного ядра происходит не у всех древесных пород и наблюдается сравнительно редко; на дубе, например, в ядре толстых стволов живет корабельный сверлильщик (*Lytexilon navale* L., семейство *Lytexilonidae*).

Крайнюю степень неустойчивости к механическим повреждениям демонстрирует пихта, не имеющая смоляных ходов в древесине и потому лишенная защитных средств против ксилофагов в заболони; любое заметное повреждение коры делает возможным заселение насекомыми всей толщи ствола в районе поранения даже на физиологически здоровых деревьях. Древесину кавказской пихты заселяют в таких случаях комплекс рогахвостов и древесный толстошупик (*Serrorpalpus barbatus* L., семейство *Serrorpalpidae*; Гурьянова, 1968).

Подавляющее большинство насекомых — разрушителей ядра — питается мертвыми тканями, уже пораженными древоразрушающими грибами, и потому должно быть отнесено не к «стволовым вредителям», а к разрушителям мертвой древесины. В то же время по своей роли в лесных сообществах они близки именно к стволовым вредителям, так как ускоряют отмирание

перестойных, поврежденных и других мало жизнеспособных деревьев.

Успешное развитие лишь на ослабленных деревьях, свойственное в полной мере стволовым вредителям, в меньшей степени прослеживается и за пределами этой группы. Свойство это достаточно отчетливо выражено у многих вредителей молодых побегов, составляющих переходную группу между стволовыми и листогрызущими насекомыми: листовертки-побеговьюны (род *Evetria*) интенсивно повреждают в основном молодняки сосны в наихудших условиях роста (Крушев, 1960).

Подкорный сосновый клоп (*Agadus cinnamomeus* Panz.) сосет содержимое из клеток заболони на стволах молодых сосен, что ведет к отмиранию участков заболони и нарушению восходящего тока в стволе. Он заселяет деревья, страдающие от недостатка влаги или питательных веществ, очаги его образуются лишь в ослабленных насаждениях (Давиденко, 1974).

Те же черты обнаруживаются и у некоторых хвоегрызущих насекомых, например у ряда видов чешуекрылых и пилильщиков, повреждающих сосну, причем защитным механизмом служит интенсивное смоловыделение из поврежденной хвои (Гримальский, 1971).

Хвойные деревья с трудом переносят даже неполную потерю ассимиляционного аппарата; восстановление его растягивается на несколько лет, а у темнохвойных пород даже однократное объедение 70—80% хвои обычно ведет к гибели целых древостоев (главным образом в результате заселения стволовыми вредителями). Таким образом, хвоя — гораздо более трудновосстановимый орган, нежели листья. Естественно было бы ожидать, что отношения между хвойными деревьями и хвоегрызущими насекомыми будут отчасти сходны с описанными выше отношениями между деревьями и стволовыми вредителями. Действительно, устойчивость здоровых деревьев к повреждению их ассимиляционного аппарата насекомыми обнаружена пока что преимущественно у хвойных; у исследованных в этом отношении лиственных пород аналогичных механизмов не найдено (Гримальский, 1974).

Степень ослабления дерева, необходимая для успешного развития стволовых вредителей, у разных видов очень различна. Деревья, заселяемые наиболее агрессивными видами насекомых, могут внешне выглядеть здоровыми, но детальные исследования неизменно обнаруживают связь заселения с худшими условиями роста или с наименее благоприятными годами и, главное, недоступность здоровых деревьев для стволовых вредителей. Так, например, работами Т. М. Турундаевской (1973) показано, что молодые гусеницы большой тополевой стеклянницы (*Aegeria ariformis* Cl.) успешно поселяются на горизонтальных скелетных корнях внешне здоровых тополей лишь при ослаблении этих корней в результате сильного иссушения питающих их поверхност-

ных слоев почвы, и, следовательно, заселение это аналогично заселению другими стволовыми вредителями ослабленных ветвей на живом дереве.

Для лесоводов практически важно уметь отличать ослабленные деревья от здоровых. Методы диагностики ослабления разрабатываются давно и с этой целью на деревьях разного состояния изучено множество физиологических показателей. Установлено, что в зависимости от причины ослабления основные показатели могут отклоняться от нормы в обе стороны. Так, при ослаблении лиственных пород засухой обводненность луба снижается и осмотическое давление в его клетках растет, а при заболевании сосудистым микозом (голландская болезнь) наблюдается обратная картина. По данным А. С. Исаева и Г. И. Гирс (1975), на лиственнице, поврежденной низовым пожаром, обводненность луба выше, а содержание углеводов ниже нормы; на лиственницах, объединенных в конце вегетации сибирским шелкопрядом, эти показатели отклоняются от нормы в противоположную сторону. Таким образом, получает физиологическое обоснование созданное еще в начале 30-х годов учение А. И. Ильинского (1931) о типах отмирания и соответствующих им типах заселения деревьев.

Практические методы диагностики и ослабления еще мало разработаны. Пока что наиболее надежные результаты дает, видимо, оценка состояния деревьев по осмотическому давлению в тканях луба (Крамер, 1950, 1953; Меркер, 1956; Чагагас, 1959; Линдеман, 1973) и у хвойных пород — по величине смоляного давления (Положенцев, 1947).

Численность стволовых вредителей в лесу определяется наличием пригодных для их развития деревьев. Ее характеризуют два показателя: количество заселенных деревьев и плотность их заселения. Первый показатель в большинстве случаев определяется факторами, вызывающими ослабление деревьев и не зависими от численности стволовых вредителей (модифицирующими); таковы засухи, пожары, буреломы, естественное старение деревьев и т. п. Второй показатель (плотность поселения) в некоторой степени определяется факторами регулирующими, т. е. от этой плотности зависими: запасом корма на каждую развивающуюся особь (в понимании некоторых экологов — конкуренцией за корм), паразитами, хищниками и болезнями.

В здоровом древостое численность стволовых вредителей держится на низком и относительно стабильном уровне, который определяется величиной естественного отпада. Умеренный рост запасов корма ведет к нарастанию численности; внезапное изобилие кормового субстрата ведет сначала к концентрации насекомых из окрестностей, затем к массовому размножению, заканчивающемуся с истощением запаса ослабленных деревьев.

Однако не всегда вспышка стволовых вредителей разворачивается по обычному плану. Порой между деревом и насекомым

ми возникают особые отношения, аналоги которым трудно найти в других группах организмов. Некоторые стволовые вредители за счет дополнительного питания, многочисленных попыток поселения или повторных поселений на том же дереве могут вызвать ослабление здоровых деревьев или их частей и тем самым приготовить себе кормовой субстрат для заселения. Простейший пример такого рода — хорошо известный процесс заселения здоровых деревьев, стоящих по периферии короедных очагов и ослабленных многочисленными неудачными втачиваниями. В результате затухание больших очагов обычно задерживается на 1—2 года.

Лишь очень немногие виды стволовых вредителей способны длительное время сами поддерживать свою высокую численность в очагах и расширять их площадь. Классический пример такого рода детально проанализирован А. С. Исаевым и Р. Г. Хлебопротом (1973): это массовое размножение большого елового усача (*Monochamus urussovii* Fisch.), который, достигнув высокой численности в древостоях, объединенных сибирским шелкопрядом, ослабляет здоровые деревья пихты по периферии очагов, обгрызая кору на тонких ветвях при дополнительном питании, кольцует их, останавливая отток метаболитов, а затем заселяет ослабленные деревья. При достаточно высокой численности жуков и больших размерах очага возникает положительная обратная связь между численностью ксилофагов и запасом корма: чем больше потребителя, тем больше корма (ослабленных пихт). Корм здесь выступает в качестве особого фактора, зависящего от плотности потребителя и уводящего популяцию от стабильного уровня низкой численности; едва ли можно назвать такой фактор регулирующим. Плотность популяции ксилофага стабилизируется на новом, высоком (метастабильном) уровне. Такие «сверхвысыпки» выходят из-под влияния регулирующих механизмов, не имеют тенденции к автоматическому затуханию и должны разрастаться вплоть до исчерпания кормового ресурса (пихтовых древостоев). Действительно, некоторые очаги этого усача существуют уже более 10 лет.

Другим аналогичным примером служит массовое размножение комплекса ильмовых заболонников в симбиозе с сумчатым грибом *Ceratostomella ulmi* Buism. — возбудителем «голландской болезни» (трахеомикоза) ильмовых, споры которого жуки переносят на здоровые деревья при дополнительном питании. Затем усыхающие от голландской болезни деревья заселяются заболонниками. Здесь также имеется положительная обратная связь между численностью потребителя и запасом корма. Высыпка длится уже несколько десятков лет, охватила Европу и Северную Америку и не подает признаков затухания. К настоящему времени вяз гладкий, ильм и берест в европейской части СССР сохранились как виды, но вязовики, как типы леса, практически исчезают. Поросль, возникающая у пней срубленных усыхающих де-

ревьев, в 8—12-летнем возрасте также обычно заражается голландской болезнью и заселяется заболонниками.

Возможно, сходную роль играют стволловые вредители и в свирепствующей последние годы в европейской части СССР вспышке трахеомикоза дуба, но вопрос еще слабо изучен.

В аналогичный симбиоз с насекомыми-ксилофагами могут вступать и патогенные нематоды: в Японии в течение последних десятилетий наблюдается значительное усыхание сосны, вызываемое развивающейся в древесине нематодой *Bursaphelenchus lignicolus*. Личинок нематоды переносят жуки *Monochamus alternatus*, вылетающие из стволов зараженных деревьев и летящие для дополнительного питания в кроны здоровых (Kobayashi, 1978).

Элементы положительной обратной связи между плотностью вредителя и запасом корма можно усмотреть не только в упомянутых грандиозных вспышках. У южных пределов распространения лесной растительности деревья в засушливые годы становятся доступными для некоторых вредителей, поселение которых не ведет к быстрому усыханию (древесница въедливая на ясене, стеклянницы и златки на тополе). Поврежденные в засуху деревья могут оставаться живыми, но они становятся первыми кандидатами на заселение в следующем засушливом году. Чем больше накопилось повреждений, тем меньше зависят новые поколения вредителей от погоды, тем выше численность вредителей в древостое и тем быстрее наступает усыхание деревьев.

Многие стволловые вредители заселяют подходящий субстрат с высокой плотностью, и развитие их потомства идет здесь в условиях жестокой межвидовой и внутривидовой конкуренции. Под корой плотно заселенных деревьев она протекает особенно напряженно и нередко принимает форму хищничества и каннибализма; среди обитателей древесины конкуренция обычно не столь напряженная. Характер внутривидовой конкуренции изучен у некоторых видов короедов; по-видимому, в одних случаях преобладает интерференция (конкуренция за место), и при чрезмерной плотности поселения смертность среди личинок возрастает, но качество выжившего потомства страдает незначительно (Огибин, 1973), в других — преобладает эксплуатация (конкуренция за корм), и в избыточно плотных поселениях выкармливаются жуки меньших размеров и пониженной плодовитости (Beaver, 1974).

За счет стволловых вредителей существует обширная группа паразитических и хищных насекомых и клещей; как правило, — это специализированные враги ксилофагов. Паразиты интенсивнее заражают мелких короедов, живущих под тонкой корой, узкотелых златок и живущих в древесине рогахвостов. Хищники интенсивно действуют в ходах крупных короедов и под толстой корой с лубом, сильно разъеденным разными ксилофагами.

Паразиты и хищники оказывают регулирующее воздействие на численность стволловых вредителей, но до сих пор не вполне

ясно, насколько эта регуляция существенна. Видимо, деятельность паразитов и хищников ощутима в периоды низкой численности ксилофагов (т. е. в здоровых древостоях) и практически неощутима при обилии питательного субстрата. Вопрос этот требует выяснения для каждой экологической группы стволовых вредителей. Во всяком случае, при обилии ослабленных или отмирающих деревьев стволовые вредители, как правило, уходят из-под контроля других факторов, ограничивающих их численность, и вспышка реализуется.

Роль стволовых вредителей в лесных сообществах важна и своеобразна. Стволовые вредители — обязательная составляющая животного компонента всех лесных биогеоценозов. В здоровом лесу они ускоряют естественное изреживание древостоев, отмирание перестойных деревьев, очищение ствола от сучьев; численность их, как говорилось выше, определяется величиной естественного отпада. Обычно она резко возрастает при сукцессиях биогеоценоза; стволовые вредители ускоряют распад прежнего древостоя, заселяя и приводя к гибели жизнеспособные, но ослабленные деревья. Роль насекомых заметнее в быстрых и катастрофических сукцессиях; однако, возможно, длительное или периодическое усыхание некоторых древесных пород на больших площадях (обычно с активным участием стволовых вредителей) есть признак начинающихся вековых климатогенных сукцессий. Примером может служить усыхание ельников в Приамурье.

Стволовые вредители могут быть и самостоятельной причиной зоогенных сукцессий. Исторически сложившееся в биогеоценозе равновесие может быть нарушено при заносе нового физиологически активного стволового вредителя из другой зоны (например, занос большого елового лубоеда из северных лесов в ельники Грузии) или при совместном нападении на древесную породу стволовых вредителей вместе с патогенными грибами или микроорганизмами, видимо, с их новыми особенно вирулентными штаммами (голландская болезнь ильмовых; возможно, трахеомикоз дуба). Неизвестно, как и когда в этих случаях установится равновесие; возможно, лишь после изменения ареала древесной породы или изменения ее распределения внутри ареала, или после расселения ее устойчивой к вредителю или заболеванию формы. Мы не знаем, как протекали и чем закончились подобные вспышки в прошлом.

Лесные культуры, даже в пределах ареала разводимой древесной породы, как правило, менее устойчивы к стволовым вредителям, чем естественные древостои. При массовом разведении чужеземных древесных пород возможны разные случаи. Некоторые из таких пород оказываются непригодными для развития местных видов стволовых вредителей, и даже усыхающие от разных причин деревья остаются незаселенными. Таковы, например, клен ясенелистный, ясень зеленый и пенсильванский, разводимые в СССР. На других породах из местных видов насе-

комых слагается более или менее полная фауна стволовых вредителей, иногда экологически удивительно сходная с их туземной фауной. Такова фауна центральноазиатского вяза мелколистного, разводимого в степях европейской части СССР, сложившаяся из насекомых — обитателей европейских ильмовых пород. Некоторые из местных насекомых, освоивших интродуцированные древесные породы, могут оказаться физиологически более активными и хозяйственно более вредными, чем наиболее опасные обитатели этих пород в пределах естественного ареала; примером может служить заболонник Кирша (*Scolytus kirschi* Skal.) в Европе на вязе мелколистном. Наконец, условия для хронических вспышек массового размножения могут сложиться при встрече на «нейтральной земле» древесной породы и насекомого-ксилофага, завезенных из разных стран. Таково размножение европейского рогахвоста *Pauropus postilio* F. на американской сосне *Pinus radiata*, широко культивируемой в Австралии, Новой Зеландии и на Тасмании (Taylor, 1965).

Хронически повышенная численность стволовых вредителей характерна для лесов и искусственных насаждений, лежащих близ края ареала древесной породы. Таковы степные леса и лесные культуры на юге и юго-востоке европейской части СССР. При выращивании древесных пород в сухой степи и полупустыне без орошения их доступность для стволовых вредителей еще более возрастает. В глинистой полупустыне Заволжья деревья вяза мелколистного, даже внешне здоровые, почти ежегодно в конце лета бывают настолько ослаблены недостатком влаги, что становятся доступными для развития личинок заболонника Кирша — наиболее агрессивного из стволовых вредителей ильмовых пород. Массового заселения обычно не происходит лишь из-за несовпадения сроков лёта заболонника со временем максимального ослабления деревьев, поселившиеся же личинки в большинстве своем гибнут осенью при улучшении влагообеспеченности. В таких условиях долговечность деревьев и насаждений резко снижается.

Несомненно, именно стволовые вредители определяют во многих случаях границы естественных ареалов древесных пород, например глубину их проникновения в степную зону и особенности размещения в речных долинах. При отсутствии наиболее агрессивных видов стволовых вредителей отдельные участки низкорослых древостоев с нерегулярным естественным возобновлением могли бы жить и вне существующих естественных ареалов этих древесных пород. К числу таких стволовых вредителей в европейских степных лесах следует отнести: комплекс ильмовых заболонников на бересте и вязе гладком; большую тополевую стеклянницу на тополях; комплекс узкотелых златок на дубе; древесницу въедливую и комплекс ясеневых лубоедов на ясене обыкновенном.

Отсюда видно, что способность древесной породы про-

двигаться в районы с неблагоприятными условиями обычно ограничивается не тем уровнем ослабленности, с которого начинается необратимое отмирание деревьев, а тем, с которого начинается поселение физиологически активных стволовых вредителей.

При заносе нового агрессивного стволового вредителя в район с древесной растительностью, сформировавшейся без его участия, ранее безопасные степени ослабления деревьев становятся смертельно опасными, так как ведут к заселению этим ксилофагом; в худших условиях роста или во всем регионе данная древесная порода может усохнуть. Такие случаи наблюдались даже в естественных древостоях (упомянутое выше усыхание ели восточной в Боржомском ущелье в Грузии после заноса туда из северных лесов большого елового лубоеда *Dendroctonus micans* Kug.), но гораздо чаще это происходит в культурах пород-экзотов или местных пород вне их ареала. Так, например, высокая устойчивость культур американских ясеней пенсильванского и зеленого в степи и полупустыне в значительной мере объясняется неспособностью большинства европейских ксилофагов развиваться на них. Ясени эти заселяет практически лишь древесница въедливая, распространенная на восток до Волги, но местами занесенная уже и на левый ее берег. После широкого распространения древесницы жизнеспособность ясеневых культур в Заволжье и Западном Казахстане значительно снизится, а в случае (к счастью, маловероятном) проникновения в Европу американских лубоедов *Leperisinus californicus* и др. эти ясени могут потерять свои преимущества перед местным ясенем обыкновенным и свою ценность для степного лесоразведения.

Из всего сказанного о роли ксилофагов — стволовых вредителей в лесных сообществах видно, что эти насекомые в стабильных условиях (в здоровых древостоях) по характеру своей деятельности очень близки к сапрофагам — разрушителям древесного отпада. Однако с нарушением равновесия в лесном биогеоценозе изменяется и функция физиологически активных стволовых вредителей: они ускоряют распад древостоя, способствуют «расчистке места» для нового устойчивого сообщества, в некоторых случаях — уже не лесного.

Тот же ценотический смысл имеют и вспышки стволовых вредителей в лесных культурах, созданных вне ареала разводимой древесной породы или вне ее биотопа внутри ареала: стволовые вредители содействуют «расчистке места» для коренного типа леса или (в степи) для зонального типа растительности.

Эти же ценотические функции стволовых вредителей определяют и их хозяйственную вредность: сукцессии, ими ускоряемые, в ряде случаев нежелательны для человека, которому нужно самому, без вмешательства ксилофагов, собрать урожай древесины в перестойном или преждевременно ослабленном лесу и сохранить от гибели ослабленные, но почему-либо ценные древостои и искусственные насаждения.

Л и т е р а т у р а

- Гримальский В. И.* Устойчивость сосновых насаждений против хвоегрызущих вредителей. М.: Лесная промышленность, 1971.
- Гримальский В. И.* Устойчивость древесных насаждений к хвое- и листогрызущим вредителям в связи с трофической теорией динамики численности насекомых.— Зоол. журн., 1974, 53, вып. 2, с. 189—198.
- Гурьянова Т. М.* Группировки стволовых вредителей пихты кавказской при различных типах отмирания деревьев.— В кн.: Защита леса. Л., 1968, 1, с. 132—138.
- Давиденко Л. К., Давиденко М. В.* Состояние культур сосны и их устойчивость к подкорному клопу в условиях Бузулукского бора.— В кн.: Сборник работ по лесному хозяйству Боровской ЛОС, 1974, вып. 3, с. 64—99.
- Ильинский А. И. (Іллінський А. Г.).* До питання про типи відмирання і заселення шкідниками соснових стовбурів у лісах на Україні. Серія научн. Изд. Украинск. зональн. НІІІ лесного хоз-ва и лесн. пром. Харьков, 1931, т. 1, 5 34.
- Исаев А. С., Гирс Г. И.* Взаимодействие дерева и насекомых-ксилофагов (на примере лиственницы сибирской). Новосибирск: Наука, 1975.
- Исаев А. С., Хлебопрос Р. Г.* Принцип стабильности в динамике численности насекомых и устойчивость биogeоценозов. Красноярск, 1973.
- Крушев Л. Т.* Повышение устойчивости культур сосны обыкновенной к вредителям почек и побегов.— В кн.: Пути повышения продуктивности лесов. Минск: Вышэйшая школа, 1966, с. 254—261.
- Линдеман Г. В.* Осмотические свойства луба вяза мелколистного как показатель его состояния и сопротивляемости стволовым вредителям.— Тез. докл. совещ. «Итоги научн. иссл. по лесоведению и лесной биogeоценологии». М., 1973, т. 3, с. 92—94.
- Малышев С. И.* Становление перепончатокрылых и фазы их эволюции. М.; Л.: Наука, 1966.
- Огибин Б. Н.* Соотношение полов и размеры жуков молодого поколения при различной плотности поселения короеда *Ips typographus* (Coleoptera, Ipsidae).— Зоол. журн., 1974, 52, вып. 9, с. 1417—1419.
- Положенцев П. А.* Биogeоценологические наблюдения над энтомофауной ветровального леса в Башкирском заповеднике.— Тр. Башкирского заповедника. М., 1947, 1, с. 111—120.
- Турундаевская Т. М.* К прогнозу размножений большой тополевой стеклянницы.— Тезисы докл. совещ. «Итоги научных исследований по лесоведению и лесной биogeоценологии». М., 1973, 3, с. 95—97.
- Beaver R. A.* Intraspecific competition among bark beetle larvae (Coleoptera: Scolytidae).— J. Anim. Ecol., 1974, 43, N 2, p. 455—467.
- Chararas C.* Relation entre la pression osmotique des coniferes et leur attaque par les Scolytidae.— Rev. patol. vegetable et entomol. agricult. France, 1959, 38, N 4, p. 39—71.
- Kobayashi F.* Pine bark beetle problem in Japan, referring to the discovery of the pine wood nematode, *Bursaphelenchus lignicolus* (Mamiya et Kivohara).— Anz. Schädlingssk. Pflanz.-und Umweltschutz, 1978, 51, N 5, p. 76—79.
- Kraemer G. D.* Der grosse Tannenborkenkäfer unter Berücksichtigung seiner beiden verwandten und der Brutbaumdisposition: *Pityokteines curvidens* Germ., *P. vorontzovi* Jacobs. und *P. spinidens* Reitt.— Z. angew. Entomol., 1950, 31, S. 349—430.
- Kraemer G. D.* Die kritischen Grenzen der Brutbaumdisposition für Borkenkäferbefallen an Fichte.— Z. angew. Entomol., 1953, 34, N 4, S. 15—25.
- Merker E.* Der Widerstand von Fichten gegen Borkenkäferfrass.— Allgem. Forst- und Jagdztg., 1956, 127, N 3/9.
- Taylor K. L.* Research of *Sirex noctilio* in Australia, with particular reference to biological control.— In: Proc. 12th Intern. Congr. Entomol. London, 1965, p. 705/706.

КОМПЕНСАЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В НАСАЖДЕНИИ, ПОВРЕЖДЕННОМ ЛИСТОГРЫЗУЩИМИ НАСЕКОМЫМИ

Е. Н. Иерусалимов

Лаборатория экологии сообществ наземных
беспозвоночных ИЭМЭЖ им. А. Н. Северцова АН СССР

ВВЕДЕНИЕ

Листогрызущие насекомые (в хвойных насаждениях — хвоегрызущие) питаются в кронах деревьев зеленой массой листы (хвои). Для этих насекомых характерны периодические колебания численности. Когда эта численность невелика — деятельность их едва заметна; но при массовом размножении потребление корма возрастает настолько, что приобретает размеры катастрофы. Деревья, лишенные листы, прекращают фотосинтез и транспирацию, что ведет к серьезным нарушениям их физиологического состояния. При этом некоторые породы, такие, как ель, пихта, кедр сибирский, чаще всего отмирают. Большинство же лиственных, а также и некоторые хвойные (лиственница, сосна обыкновенная) могут восстановить фотосинтезирующий аппарат, а вместе с ним и способность производить органическое вещество. В процессе восстановления тратится значительное количество запасных веществ и продуктивность деревьев временно снижается. Для лесоводов ущерб, наносимый насекомыми в данном случае, выражается в потере некоторого количества годичного прироста древесины. Сама по себе такая потеря может быть невелика и соизмерима с колебаниями прироста от неблагоприятных условий. Но часто эти потери существенны, и лесоводы, имея в руках такое оружие, как химическая борьба, стремятся их избежать. Борьба, если даже не оценивать ее отрицательного влияния на экосистему, — дорогостоящее мероприятие и оправдана лишь тогда, когда затраты на нее оказываются меньшими, чем ожидаемые потери лесного хозяйства от насекомых. Необходимость оценки потерь прироста древостоев от листогрызущих насекомых вызвала появление большого количества исследований. Значительная часть их обобщена в работах А. И. Воронцова (1963), Н. Кальмана (Kulman, 1971) и Ф. Н. Семевского (1971). Естественно, что авторы этих работ обращали внимание на изменение прироста только повреждаемой породы. С развитием биогеоценотического подхода к изучению всех процессов, происходящих в лесу, было расширено представление о роли в нем листогрызущих насекомых.

В некоторых работах было отмечено, что повреждение крон деревьев основного полога влияет и на другие элементы лесного

биоценоза. В одной из глав статьи Д. Данкана и А. Годсона (Duncan, Hodson, 1958), посвященной всестороннему изучению влияния многократного повреждения крон на состояние основных (*Populus tremuloides* Milch.) насаждений в штате Миннесота (США) коконопрядом (*Malacasoma disstria* Hbn.) было отмечено своеобразное явление. Подрост бальзамической пихты в этих насаждениях не повреждался коконопрядом и существенно увеличил годичный прирост обратно пропорционально изменению прироста повреждаемой породы. Сходное явление было отмечено Коллинзом (Collins, 1961) для клена красного (*Acer rubrum*) в дубовом насаждении, повреждавшемся непарным шелкопрядом. Причину этих явлений авторы названных работ видели в уменьшении угнетения подчиненных ярусов господствующей породой, потерявшей листву.

ИЗМЕНЕНИЕ МИКРОКЛИМАТА ПОД ПОЛОГОМ ПОВРЕЖДЕННОГО НАСАЖДЕНИЯ

Более подробно механизм этого явления был изучен автором на кафедре лесозащиты МЛТИ, результаты были опубликованы в ряде работ (Иерусалимов, 1965, 1973; Воронцов, Иерусалимов, Мозолевская, 1967). Был изучен микроклимат под пологом поврежденного леса и его влияние на рост и развитие различных растительных компонентов лесного биоценоза.

Ведущим фактором в ряду таких изменений было признано улучшение световой обстановки. В неповрежденном лесу верхними ярусами задерживается в зависимости от строения древостоя значительное количество солнечной энергии. В одноярусном дубовом лесу под полог проникает около 20% общего освещения, в многоярусном дубовом — до уровня травяного покрова — не более 5%. Недостаток света, в основном, лимитирует развитие подчиненных ярусов. При повреждении крон соотношение задержанного и пропущенного света меняется. Так, по нашим наблюдениям, в дубовом насаждении 50 лет с сомкнутостью крон 0,85 (Воронежская обл.) в период максимального повреждения его дубовой листоверткой (*Tortrix viridana* L.) под полог в полдень проникало 52% полного освещения, в то время как в неповрежденном аналогичном участке — всего лишь 24% (с течением развития листвы эта величина упала до 18%). Листва поврежденных деревьев постепенно восстановилась и с течением времени разница в прозрачности пологов поврежденного и неповрежденного насаждений исчезла (рис. 1), но за время повреждения и последующего восстановления листвы под полог проникло дополнительное количество солнечной радиации. Наблюдения, проводившиеся в течение этого времени, позволили оценить это количество: оно оказалось на 48% больше, чем в неповрежденном лесу.

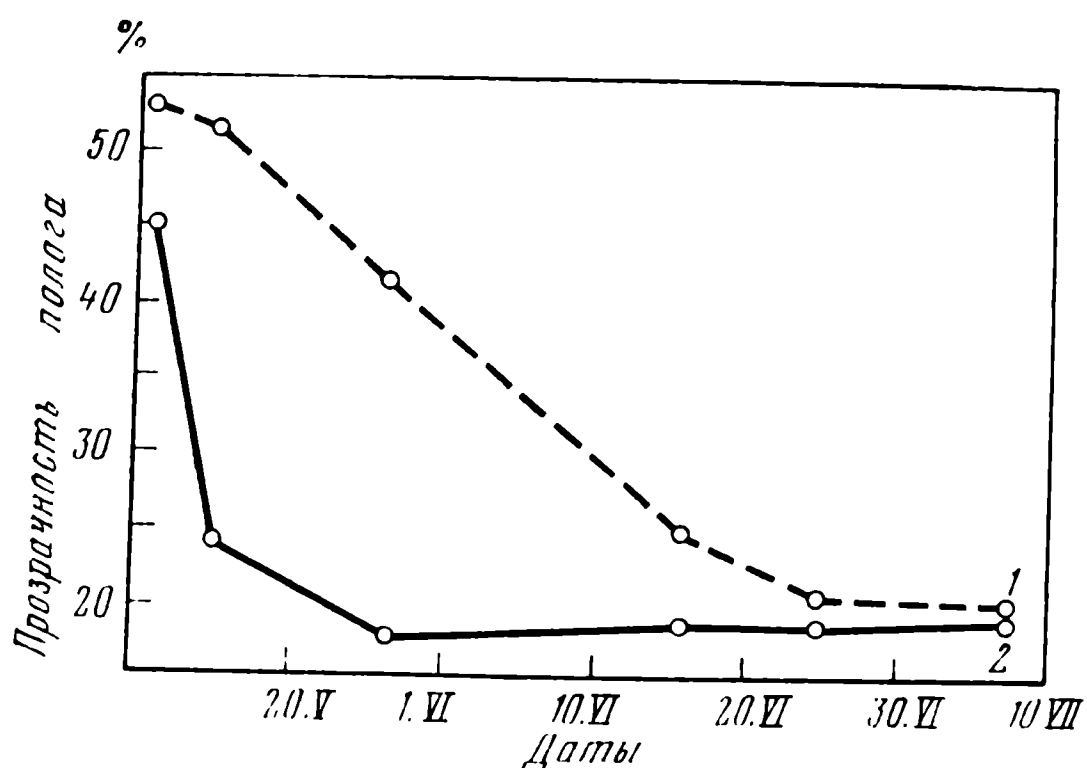


Рис. 1. Изменение прозрачности полога дубового насаждения повреждаемого (1) и неповреждаемого (2) зеленой дубовой листоверткой

В данном случае период избыточности освещения был коротким (около 40 дней), но действие его на подчиненные ярусы было велико, так как совпало со временем активного роста большинства растений лесного сообщества.

Одновременно с увеличением освещенности менялись и другие параметры микроклимата: увеличивалась (до двух раз) амплитуда температуры на поверхности почвы, повышалась температура поверхностного слоя (на 3—5°) до глубины 40 см, повышалось испарение в поверхности лесной подстилки. Изменившиеся температурные условия существования нижних ярусов леса не влияют отрицательно на их жизнедеятельность. Незначительное увядание широколиственных трав в очагах в полдень носило обратимый характер. Улучшение условий роста лесных трав и подроста отмечают многие авторы (Якшина, 1965, Злотин, Ходашова, 1974).

Известно, что растения лесного сообщества конкурируют не только из-за света, но и из-за влаги в почве. Поврежденные деревья уменьшают ее потребление (Stephens et al., 1972), и естественно предположить, что примесь неповреждавшихся пород оказывается в более благоприятных условиях, чем до начала деятельности насекомых. Этим объясняется то явление, что в поврежденных древостоях увеличивают прирост даже те деревья, которые не получают избыточного освещения, а именно входящие в один ярус с повреждаемой породой. Вместе с водой они получают и дополнительное количество питательных веществ.

Поступление питательных веществ в почву увеличивается еще и в результате выпадения экскрементов гусениц и их трупов, а также в результате усиления деятельности микроорганизмов в более теплой почве (Рафес, 1968).

МЕТОДИКА ОПРЕДЕЛЕНИЯ ИЗМЕНЕНИЙ ГОДИЧНОГО ПРИРОСТА

Процесс изучения изменения прироста начинается со взятия образцов в насаждениях. Время взятия образцов — осень, в конце вегетации древесной растительности. Желательно, чтобы вспышка массового размножения насекомых к этому времени прекратилась, мало того, лучше всего брать образцы через 2—3 года после того, как в поврежденном насаждении восстановится листва. В течение этого времени необходимо следить за состоянием древостоя.

Дерево растет в толщину и высоту. Ежегодно откладывается тонкий слой древесины по всей поверхности дерева и удлиняются ветви и вершина. Объем ежегодно прирастающей древесины называется текущим приростом. У крупных деревьев с замедленным приростом в высоту прирост по объему зависит в основном от прироста по диаметру, причем зависимость эта близка к прямой. Поэтому, если сравниваются крупные деревья, близкие по высоте, можно ограничиться сравнением приростов по диаметру (радиусу). Если сравнивать приросты деревьев разных диаметров, то пропорциональность не соблюдается и приходится вычислять прирост по площади поперечного сечения ствола. В том же случае, когда изучаются молодые насаждения (к примеру культуры до 15—20 лет), приходится измерять еще и прирост высоты, так как объем откладываемой древесины пропорционален произведению прироста по площади сечения на прирост по высоте.

Ширина годовичных колец может быть измерена на поперечном срезе, но лучше всего ее измерять на образцах, взятых буравом Пресслера, позволяющим извлечь из стоящего дерева цилиндрок древесины от наружного слоя до самой сердцевины. Образцы обычно берутся на высоте груди с четырех взаимно перпендикулярных направлений.

Не всегда возможно взять образцы у каждого дерева на всем исследуемом участке (пробной площади). Чаще всего приходится избирать некоторое количество моделей. Выбор моделей должен быть случаен. При соблюдении этого принципа представительность выборки (если она достаточно велика) обеспечивается автоматически. Если это по каким-либо соображениям невозможно, то модели берутся пропорционально участию каждой группы деревьев, выделенной на основании сплошного перечета на пробе. Группы выделяются по диаметру (ступени толщины) и по породам. Минимальное количество моделей (20) берется в однопородных насаждениях, в смешанных необходимо взять больше соответственно числу пород.

Измерения ширины годовичных слоев производятся под биноклярным микроскопом МБС-2 или МБС-1 при помощи окуляр-микрометра. Разработаны и другие способы измерения (Бит-

винскас, 1974), но они требуют сложного и уникального оборудования. Обычно можно ограничиться, помимо интересующих, измерением 10—20 слоев, предшествующих годам повреждения.

Обработка измерений начинается с усреднения величин, полученных на образцах, взятых с разных сторон каждого из деревьев. Полученный ряд цифр является основным материалом для последующей обработки и выводов. В дальнейшем вычисляются средние величины годичного прироста по диаметру для избранных групп деревьев либо суммируются приросты предварительно вычисленных площадей сечений.

Говоря об уменьшении или увеличении прироста по какой-либо причине, мы подразумеваем изменение этой величины, которая считается нормальной для данного года. Она в свою очередь зависит от условий роста истекшего года и физиологического состояния (энергии роста, степени угнетения, возраста, размера и т. п.) дерева. Оба этих комплексных фактора изменяются ежегодно, и это ведет к ежегодным колебаниям прироста. В результате этого, имея величину прироста, измененного в результате действия изучаемого фактора, мы фактически лишены возможности найти точную величину того эталона (ожидаемого прироста), с которым мы желаем сравнить наблюдаемый прирост. О нем можно лишь судить косвенно, определяя его с большей или меньшей точностью. Простейший способ вычисления ожидаемого прироста основывается на том, что на ограниченном отрезке времени прирост по площади сечения остается относительно постоянным и колеблется около некоторого среднего значения. Если эти колебания невелики (а это может быть в приспевающем и спелом насаждении), а исследуемое изменение, наоборот, значительно, то возможно сравнить средний прирост за интересующие нас годы с приростом предшествующих лет. В данном случае можно обойтись без контрольной пробной площади. Вычисленный таким образом прирост может иметь значительную неопределенность (широкие границы доверительного интервала при заданном уровне значимости), и метод желательно применять тогда, когда другие методы применить нельзя.

Другой способ, названный авторами статистическим (Ильинский и др., 1963; Голосова, 1963), основывается на корреляции между метеорологическими факторами вегетационного периода и приростом деревьев. Если такая корреляция найдена, то возможно составить уравнение регрессии, описывающее изменение прироста в зависимости от ведущего фактора (либо суммы осадков, либо температуры) и на основании полученного уравнения вычислить ожидаемый прирост. Метод применяется редко, так как требует трудоемкого подбора наиболее действенного фактора, что выливается в самостоятельную и еще не полностью решенную дендроклиматическую проблему. При решении этой задачи, когда будет найден надежный комплексный показатель,

однозначно связывающий условия вегетационного периода с величиной прироста древесины, этот способ будет наилучшим из существующих.

Наиболее надежными считаются методы, в которых используется контрольная пробная площадь, неповрежденное насаждение, аналогичное по всем показателям поврежденному. Совершенно одинаковых насаждений нет, и величина прироста сравниваемых насаждений скорее всего не совпадает, но они изменяются сходным образом. Это позволяет вычислить ожидаемый прирост повреждавшегося насаждения. Для этой цели удобно использовать дендроклиматический индекс — величину, показывающую степень изменения прироста данного года по сравнению с усредненным приростом этого же дерева (насаждения) за ряд лет (вычисляется по скользящей средней). Этот метод разработан и описан в работе Т. Т. Битвинскаса (1974), сходный метод применялся и А. С. Плешановым (1972). В этом методе принимается допущение, что ежегодные приросты сходных насаждений находятся между собой в одинаковом отношении, т. е. прирост одного насаждения (y) всегда можно выразить через прирост другого (x), умножив его на некоторый постоянный коэффициент a

$$y = ax. \quad (1)$$

В действительности же прямая пропорциональность соблюдается не всегда и является частным случаем. Чаще всего зависимость выражается показательной функцией

$$y = ab^x, \quad (2)$$

где a и b — параметры уравнения, но зависимость может быть и другой. Криволинейность особенно заметна при анализе приростов отдельных групп, составляющих древостой. Поэтому можно представить себе обобщенный алгоритм вычисления изменения прироста с применением контрольной пробной площади. Такой участок стараются выбрать в непосредственной близости от неповрежденного. В то же время нельзя, исходя из выводов настоящей статьи, брать неповрежденные деревья внутри очага, так как повреждение крон окружающего леса будет влиять на их прирост. Желательно, чтобы почвенные условия и экспозиция не слишком разнились (заболоченный участок будет по-иному реагировать на повышенное увлажнение, чем рядом расположенный бор на гриве). В принципе возможно использование древостоя, отличающегося по возрасту и даже с другим породным составом. После взятия образцов можно построить вспомогательный график, где по координатным осям должны быть отложены приросты сравниваемых насаждений, разумеется за исключением лет повреждения древостоя. Полученный рой точек помогает определить характер зависимости и выбрать подходящую форму кривой регрессии. Корреляционный анализ даст воз-

возможность определить достоверность соответствия кривой имеющимся данным. На основании зависимости вычисляется ожидаемый прирост поврежденного насаждения и определяется степень его изменения в результате повреждения насекомыми.

КОМПЕНСАЦИЯ ПОТЕРЬ ПРИРОСТА В СМЕШАННОМ НАСАЖДЕНИИ

Как говорилось выше, у подчиненных ярусов и у неповрежденных деревьев главного яруса создаются предпосылки для увеличения прироста. Это увеличение должно в какой-то мере компенсировать потери всего насаждения. Возможны два подхода к этому явлению: хозяйственный и биоценотический. В первом случае рассматривается компенсация вреда, наносимого массовым размножением лесному хозяйству, во втором, где концепции «вред и польза» не являются доминирующими, изучаются изменения в балансе производства органической массы как отдельных компонентов лесного сообщества, так и всей экосистемы. Эти два подхода близки между собой, так как интересующая лесоводов часть ежегодно производимой биомассы лесного сообщества, идущая на построение стволов деревьев, эквивалентна общей биопродуктивности древесной части лесного сообщества.

Листогрызущие насекомые различаются временем начала и конца питания в кронах. Так, для лиственных лесов А. И. Воронцов (1967) выделяет три группы — ранневесеннюю, весенне-летнюю и летне-осеннюю. Питание насекомых каждой из этих групп совпадает с различными по интенсивности периодами роста и развития растений и поэтому воздействие их на биоценоз различно. Кроме того, повреждаемые насаждения различны по составу. Здесь можно выделить чистые (однопородные) насаждения и смешанные, причем в последнем случае возможен весьма широкий спектр соотношения пород. Каждый вариант сочетания фенологии вредителей и деревьев отличается специфической реакцией на повреждение насекомыми. Ниже рассматриваются несколько примеров, иллюстрирующих значение состава древостоя на компенсационные процессы в насаждении.

На рис. 2 показано изменение приростов древесных пород, входящих в состав пойменного дубняка (Воронежская обл.) 50 лет, с сомкнутостью, близкой к единице.

В этом насаждении можно было выделить два яруса: дубовый (главный) и подчиненный, слаборазвитый, из вяза и клена татарского. На долю этого яруса приходилось всего 6% от общей площади поперечного сечения насаждения. Дуб был полностью объеден насекомыми весеннего комплекса, среди которых доминировали зимняя пяденица и зеленая дубовая листовертка. Как видно из рис. 2, дуб в результате этого терял 12—36% прироста ежегодно. Вяз и клен объедались незначи-

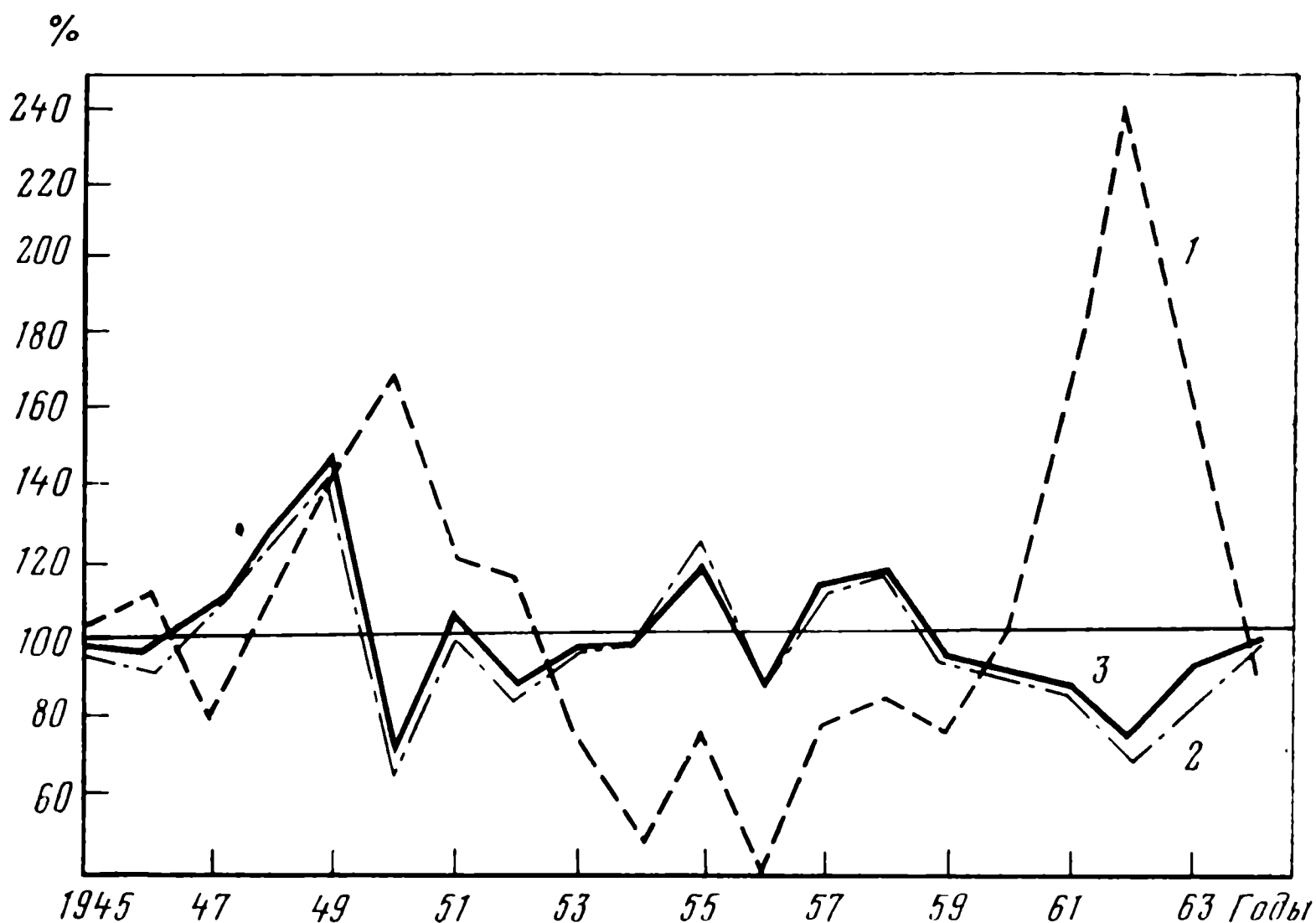


Рис. 2. Изменение годового прироста по площади поперечного сечения дубо-вязового насаждения в продолжении 20 лет. 1961—1963 — годы повреждения дуба листогрызущими насекомыми

1 — прирост вяза; 2 — прирост дуба; 3 — суммарный прирост насаждения

тельно и в результате улучшения условий освещенности резко увеличили свой прирост (в 1963 г. до 254% от среднего). Как можно заметить, на графике колебания прироста неповрежденных пород зеркально и преувеличенно отражают изменения прироста поврежденной породы. На этом же графике показаны изменения прироста суммарной площади сечения всего насаждения. Хотя эти колебания несколько и сглажены, но говорить о сколько-нибудь серьезной компенсации прироста поврежденной породы избыточным приростом неповрежденных пород в данном случае нельзя.

Иная картина наблюдается в более сложных древостоях. Одновременно с описанными выше проводились наблюдения в нагорной дубраве 95 лет, поврежденной так же ранневесенним комплексом насекомых (доминировала зеленая дубовая листовертка). Таксационный состав главного яруса здесь был 7Д 2Яс I ЛП, подчиненный ярус состоял из кленов остролистного и полевого, подроста пород главного яруса, а также кустарников — лещины и боярышника. Дуб в этом насаждении повреждался подряд 4 года.

В таблице приводятся результаты обработки измерений прироста на образцах, взятых на пробной площади размером 0,5 га. Они были взяты от всех древесных кустарниковых пород, про-

**Изменение прироста по площади поперечного сечения в нагорной дубраве,
поврежденной зеленой дубовой листоверткой**

Порода	Средний годичный прирост по площади сечения, см ²		Изменение прироста, %
	за 7 лет, пред- шествовавших объеданию	за 4 года объедания	
Дуб	1348±43	1101±23	82±5
Ясень	421±12	658±18	156±2
Липа	259±26	325±32	129±7
Клен остролистый	276±25	444±22	160±7
» полевой	143±15	224±25	154±9
Ильм	53± 6	82± 8	152±7
Лещина	280±35	287±35	103±7
Все неповреждаемые породы	1380±20	1964±20	141±4
Насаждение в целом	2780±57	3066±31	110±2
Ясень и липа, входящие в I ярус	503± 8	786±21	156±3
Весь I ярус (с дубом)	1851±45	1887±36	102±3

израставших на пробе. В процессе обработки были вычислены приросты по площади сечения этих пород, а затем произведено суммирование этих приростов по породам и ярусам. В результате был получен прирост дуба, затем неповреждавшихся пород, а также отдельно таких же пород, но входящих в один ярус с дубом, за каждый год последнего одиннадцатилетия.

После этого был вычислен средний прирост за 7 лет, предшествовавших повреждению и за 4 года повреждения. Это позволило оценить степень изменения прироста на пробной площади.

Как видно из таблицы, поврежденный дуб снизил прирост в среднем на 18%. Прирост сопутствующих пород и подлеска резко увеличился, на 29—60% от среднего за предшествовавшие годы. Суммарный прирост по площади сечения всех неповрежденных пород составил 141±4% от среднего.

В результате этого суммарный прирост всего насаждения по площади сечения достоверно увеличился на 10±2%. Такое увеличение неадекватно увеличению биомассы прироста насаждения, так как подчиненные ярусы имеют меньшую высоту, и биомасса их несравнима с биомассой господствующих ярусов.

В этой же таблице приводятся результаты суммирования приростов господствующего яруса. Ясень и липа I яруса вместе увеличили прирост на 56%, а суммарный (с дубом) прирост яруса составил 102±3% от среднего, т. е. не изменился. Так как высота деревьев, входящих в I ярус одинакова, то изменения прироста по площади сечения здесь соответствуют изменению прироста по объему древесины. В данном случае можно говорить о полной компенсации потерь дуба приростом сопутствующей

щих пород. Соотношение пород на пробе оказалось благоприятным для такой компенсации.

Зависимость степени компенсации прироста от состава была прослежена на ряде сходных насаждений, отличавшихся только составом. Были выбраны 4 пробных площади в насаждении, поврежденном дубовой хохлаткой. Это насекомое повреждает насаждения в весенне-летний период. Потеря прироста поврежденным дубом здесь очень велика и прогрессирует с течением времени действия очага.

Участие дуба в древостое на пробных площадях колебалось от 4 единиц до 8 единиц состава. Была непосредственно вычислена потеря прироста дуба (в см²) поперечного сечения и избыточный прирост сопутствующих пород: ясеня, клена остролистного и липы. Компенсация (в %) вычислялась по формуле

$$K = \Delta c / \Delta d \cdot 100\%, \quad (1)$$

где K — степень компенсации; Δd — потери прироста дуба; Δc — избыточный прирост сопутствующих пород.

При нанесении на график этой величины для насаждений с разным участием повреждаемого дуба (рис. 3) заметна зависимость степени компенсации от этого участия.

В данном случае при участии дуба 7 единиц наблюдается максимальная компенсация. При уменьшении участия дуба она падает вследствие того, что световая обстановка в насаждении изменяется незначительно. При увеличении степени участия дуба компенсация также уменьшается, но это происходит вследствие того, что увеличения прироста незначительного количества сопутствующих пород недостаточно для компенсации потерь дуба. Уменьшение степени компенсации на второй и третий год действия очага связано с прогрессирующим падением прироста дуба, но максимальная компенсация наблюдается именно там, где участие дуба в общем составе насаждения близко к 70%.

Кстати говоря, это наиболее часто встречаемый состав нагорных дубрав лесостепной полосы европейской части Союза.

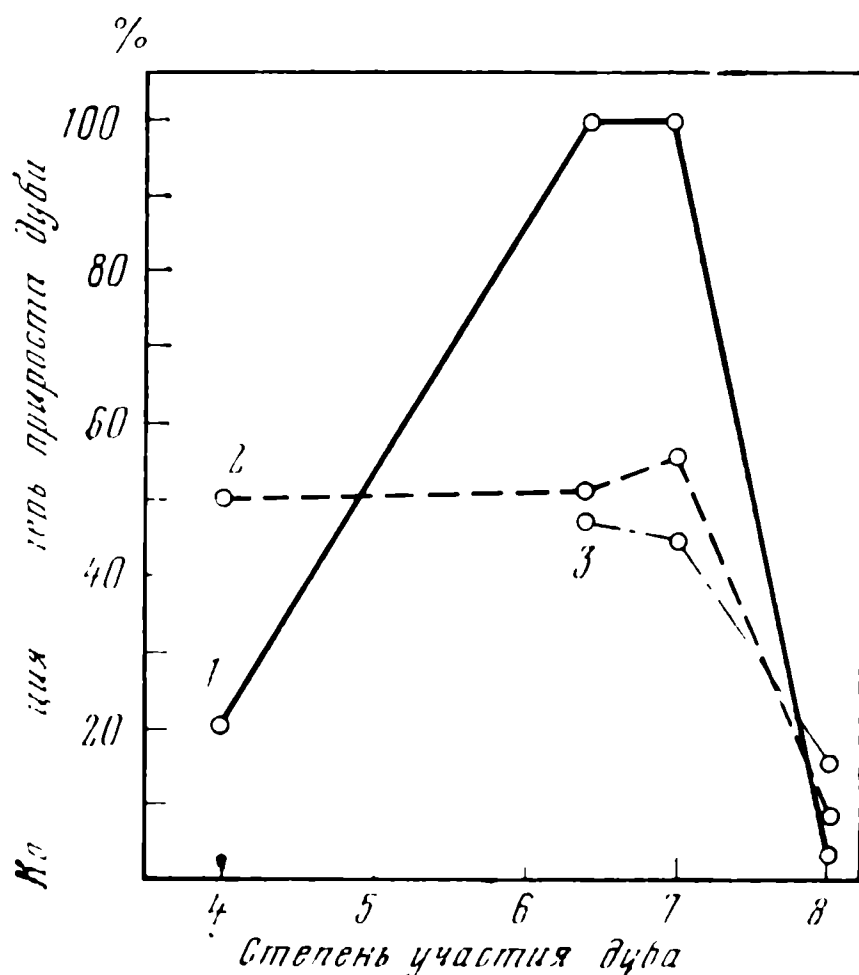


Рис. 3. Компенсация потерь прироста дуба, повреждаемого дубовой хохлаткой, избыточным приростом ясеня в насаждениях, различных по составу 1 — в первый год повреждения; 2 — во второй; 3 — на третий год

Отвлекаясь от специфически лесоводственных способов описания древостоев, о составе насаждения, наиболее устойчивого к повреждению насекомыми (монофагами), можно сказать, что отношение повреждаемого и неповреждаемого компонентов в нем должно быть соответственно 2 : 1. Для сохранения стабильного состава прирост пород в сложном насаждении должен быть пропорционален их биомассе. Представим себе, что A — прирост единицы запаса (биомассы) повреждаемого компонента, а B — неповреждаемого. Тогда прирост насаждения описанного выше оптимального состава до повреждения будет выражаться

$$2A + B = \text{const.}$$

При повреждении теряется часть прироста Δ . Тогда при условии сохранения прироста выражение принимает вид

$$2(A - \Delta) + B + 2\Delta = \text{const.}$$

Таким образом при повреждении одной породы потеря ее прироста ведет к удвоенному увеличению прироста другой. Это говорит о том, что возможность производства биомассы в биоценозе используется далеко не полностью в результате взаимного подавления пород.

КОМПЕНСАЦИЯ ПОТЕРЬ ПРИРОСТА ВО ВРЕМЕНИ

Казалось бы, что в однопородных, чистых насаждениях нет никаких условий для компенсации потери прироста в результате деятельности насекомых. Однако имеются наблюдения, позволяющие сделать обратный вывод, хотя бы для частных случаев, когда полного уничтожения хвои (листвы) не наблюдается.

В средневозрастных сосновых культурах средней полосы весьма часты массовые размножения соснового шелкопряда (*Dendrolimus pini* L.), сопровождаемые большим или меньшим повреждением хвои. Значительное повреждение хвои происходит на второй год после массового появления вредителя, перед окукливанием. Если массовое размножение после этого прекратилось, то падение прироста наблюдается в год повреждения и последующий. Гусеницы шелкопряда начинают питаться старой хвоей и новая хвоя на приросте текущего года может частично сохраниться, так как оно кончает свое развитие к моменту окукливания вредителя. В дальнейшем хвоя восстанавливается.

Примером, иллюстрирующим изменения прироста такого насаждения, послужили наблюдения, проведенные в очаге шелкопряда в 40-летнем сосняке на песках (Острогожский лесхоз Воронежской обл.). Средняя высота насаждения равнялась 12 м, диаметр 15 см. К концу питания гусениц на ветвях осталось в среднем 25% хвои. Образцы прироста были взяты в конце пятого года, считая от начала действия очага. В первый год изменения прироста не наблюдалось (объедание было незаметно), во второй

и третий год наблюдалось падение прироста, но на четвертый и пятый годы прирост на поврежденной пробе резко увеличился. Деревья разных диаметров реагировали на повреждения по-разному.

Деревья малых (9—11 см) диаметров в год сильного повреждения (второй) уменьшили свой прирост до 73% от ожидаемого, а в следующий год до 85%. На четвертый и пятый годы прирост их резко возрос и составил соответственно 185 и 434% от ожидаемого. У деревьев средних диаметров (12—17 см), которые по запасу составили около 60% насаждения, во второй год прирост упал до 90%, а в последующий до 70%, на четвертый и пятый он возрос до 135 и 210%. Сильнее всего на повреждение реагировали деревья крупных диаметров (18—23 см). У них прирост упал на второй год до 45%, а на следующий — до 28%. На 4-й год прирост достиг нормы, а на пятый — увеличился до 135%.

В целом по насаждению на второй год существования очага прирост упал до 76, а третий до 56%. На четвертый год он достиг 150, а на пятый — 194% от ожидавшегося прироста. Все это привело к тому, что средний ежегодный прирост по диаметру за пять лет, в которые входят два года действия очага и три года восстановления продуктивности, оказался равным 1,5 мм, тогда как в годы предшествовавшего пятилетия он равнялся 1,3 мм. На неповрежденном участке средний прирост, наоборот, снизился с 1,7 до 1,4 мм. В описанном случае происходит особый вид компенсации прироста во времени. Здесь выгоду от повреждения получают так же, как и в смешанных древостоях угнетенные деревья малых диаметров, которые временно освобождаются от угнетения большими. Внешне однородные сосновые культуры в данном случае ведут себя как сложное насаждение.

Имеются еще и дополнительные факторы, способствующие увеличению прироста после прекращения действия очага.

Поврежденные деревья теряют несколько мутовок нижних ветвей, имеющих обычно неблагоприятный баланс фотосинтеза, что положительно сказывается на продуктивности всего древостоя. Кроме того, массовое выпадение экскрементов гусениц и их трупов ведет к временному увеличению поступления минеральных веществ в бедную песчаную почву, на которой созданы культуры сосны.

В последнее время появились работы, в которых описываются явления, также ведущие к компенсации повреждений, наносимых листогрызущими насекомыми (Рафес, Соколов, 1976, и др.). В этих работах описываются реакция березы на повреждение листвы комплексом насекомых, не достигающих катастрофической численности. Листовая пластинка при этом не уничтожается полностью и увеличивает свои размеры до размеров нормального, неповрежденного листа. Общая фотосинтезирующая поверхность дерева не уменьшается и продуктивность древостоя не падает.

ИЗМЕНЕНИЕ СОСТОЯНИЯ ТРАВЯНОГО ПОКРОВА И ПОДРОСТА

Особым случаем проявления компенсационных процессов служит изменение прироста и состояния самого нижнего растительного яруса лесного сообщества — травяного. Это изменение может быть весьма существенным.

Считается, что это явление не имеет большого хозяйственного значения, но в целом изменение состояния травянистого покрова в древостое не может быть безразличным для дальнейшей судьбы древостоя.

В очаге дубовой хохлатки в дубово-ясеневом насаждении после двух лет повреждения биомасса травяного покрова увеличилась в 3,3 раза по сухому весу.

Проективное покрытие трав возросло с 14 до 70%, а на третий год — до 85%. Обычно не цветущие под пологом травы (сныть, осока волосистая) зацвели и плодоносили. Появились сорные и нитрофильные растения, такие, как полынь, крапива, чистотел. Существенно изменилось состояние подроста. Площадь проекции листвы среднего экземпляра подроста пород основного яруса возросла с 0,21 до 1,95 дм² на второй год повреждения и на 1,89 — на третий. Состояние подроста и после прекращения деятельности насекомых продолжало оставаться хорошим, подрост заполнял окна, образовавшиеся в верхнем пологе в результате усыхания. Это позволяет считать наблюдавшееся явление одним из проявлений компенсационного процесса.

По данным Р. И. Злотина и К. С. Ходашовой (1974), в дубраве, поврежденной зеленой дубовой листоверткой, избыточный рост трав по балансу прироста скомпенсировал биомассу древесины, потерянную в результате повреждения крон.

ВЫВОДЫ

1. При повреждении крон деревьев листогрызущими или хвоегрызущими насекомыми уменьшается продуктивность у поврежденных деревьев и увеличивается у неповрежденных, входящих в это насаждение. Это явление снижает общую потерю биомассы древостоем и таким образом в большей или меньшей степени компенсирует урон, наносимый хвое-листогрызущими насекомыми.

2. Для наиболее полной компенсации потерь необходимо, чтобы насаждение было достаточно сложным, в нем должна быть развита по объему биомассы такая группа растений, которые получают выгоду от повреждения крон главной породы.

3. Полная компенсация наступает только тогда, когда потери главной породы невелики, в описываемых случаях — не более 25% прироста. При больших потерях прироста главной породы компенсация будет только частичной.

4. Компенсационные процессы в насаждениях, повреждаемых листогрызущими насекомыми, демонстрируют одно из важнейших свойств естественно сложившейся экосистемы — стабильность уровня производимой биомассы на фоне меняющихся условий внешней или внутренней среды. Резкое изменение соотношения продуцентов и консументов в процессе массового размножения листогрызущих насекомых ведет к ответной реакции древостоя, и продуктивность экосистемы либо не снижается, либо снижается ограниченно. Это во многих случаях позволяет отказаться от назначения химической борьбы.

Л и т е р а т у р а

- Битвинскас Т. Т. Дендроклиматические исследования. Л.: Гидрометеиздат, 1974.
- Воронцов А. И. Биологические основы защиты леса. Высшая школа, 1963.
- Воронцов А. И. Критерии для назначения химической борьбы в лиственных насаждениях.— В кн.: Вопросы защиты леса. МЛТИ, 1967, вып. 15, с. 19—28.
- Воронцов А. И., Иерусалимов Е. Н., Мозолевская Е. Г. Роль листогрызущих насекомых в лесном биогеоценозе.— Журн. общ. биол., 1967, 28, № 2, с. 172—187.
- Голосова М. А. Влияние объедания пяденицами листвы деревьев на их прирост и состояние.— Вопр. лесозащиты МЛТИ, 1963, 1, с. 39—43.
- Злотин Р. И., Ходашова К. С. Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М.: Наука, 1974.
- Иерусалимов Е. Н. Изменение прироста в смешанном дубняке при объедании листогрызущими насекомыми.— Лесной журн., 1965, № 6, с. 52—55.
- Иерусалимов Е. Н. Температурный режим и влажность воздуха в насаждении, поврежденном сосновым шелкопрядом.— Лесоведение, 1973, № 6, с. 46—51.
- Ильинский А. И. и др. Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР. М.: Лесная промышленность, 1963.
- Плешанов А. С. Влияние серой лиственничной листовертки на прирост и плодоношение деревьев в очагах ее массового размножения.— В кн.: Анатомические и биохимические преобразования у лиственницы при повреждении ее насекомыми. Иркутск, 1972, с. 92—103.
- Рафес П. М. Роль и значение растительноядных насекомых в лесу. М.: Наука, 1968.
- Рафес П. М., Соколов В. К. О взаимодействии фоновых вредителей листвы с кормовым деревом.— Докл. АН СССР, 1976, 228, № 1, с. 246/247.
- Семевский Ф. Н. Прогноз в защите леса. М.: Лесная промышленность, 1971.
- Якшина А. М. Состояние дуба под пологом леса в связи с балансом органического вещества.— Бот. журн., 1965, 50, № 6, с. 861—867.
- Collins S. Benefits to understory from canopy defoliation by gypsy moth larvae.— Ecology, 1961, 42, N 4, p. 836—838.
- Duncan D. P., Hodson A. C. Influence of the forest tent caterpillar upon the aspen forests of Minnesota.— Forest Sci., 1958, 4, N 4, p. 71—93.
- Kulman H. M. Effects of insect defoliation on growth and mortality of trees.— Annu. Rev. Entomol., 1971, 16, p. 289—311.
- Stephens G., Turner N., Roo H. C. Some effects of defoliation by gypsy moth (*Porthetria dispar* L.) and elm spanworm (*Enomas subsignarius* Hbn) on water balance and growth of deciduous forest trees.— Forest. Sci., 1972, 18, N 4, p. 326—330.

РОЛЬ КОПЫТНЫХ В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ (НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЙ)

Г. В. Кузнецов

Институт эволюционной морфологии и экологии животных
им. А. Н. Северцова АН СССР

Воздействие копытных на растительность носит сложный характер, поскольку их влияние на фитоценоз в целом и на отдельные виды растений неоднозначно. Степень и сила воздействия копытных на растительность зависит как от запасов доступного растительного корма, так и от экологических условий обитания, плотности популяции, антропогенного влияния и т. д.

Вопрос о влиянии копытных на растительность привлекал к себе внимание многих исследователей (Семенов-Тянь-Шанский, 1948; Саблина, 1955; Юргенсон, 1957, 1959, 1973; Бородин, 1959а, б; Козловский, 1959, 1960; Динесман, 1961; Злотин, Ходашова, 1974; Тимофеева, 1974; Woodman, Evans, Eden, 1937; Kauter, 1941; Canfield, 1941; Aldous, 1944; Telfer, 1972; Grodzinski, 1975; Kaluzinski, Bresinski, 1976, и мн. др.). Несмотря на большое количество исследований, проведенных в этой области, вопросы, связанные с воздействием копытных на растительность, остаются и по сей день актуальными.

Реакция растений на отчуждение их массы домашними копытными довольно хорошо изучена (Нечаева, 1954; Браун, 1957; Клапп, 1961; Wood, Woodroffe, Trumble, 1947; Joung, Payne, 1948, и др.); по диким копытным почти нет четких и обобщающих работ. Вместе с тем количество работ, так или иначе связанных с деятельностью диких копытных и оценкой их роли в тундре, лесах, лугах, степях, велико. Такое несоответствие, на наш взгляд, связано с отсутствием комплексного подхода к изучению роли диких копытных в различных растительных сообществах.

Особенно ярко это проявилось при анализе воздействия копытных на лесную растительность. В нашей стране большой интерес к изучению роли копытных в лесных экосистемах возник в 1950—1955 гг., когда плотность населения копытных (главным образом лосей) сильно возросла и не во всех случаях соответствовала кормовым запасам лесных угодий. Последнее привело к отрицательным воздействиям копытных на лесные посадки, в которых было сосредоточено наибольшее количество доступного корма. Это вызвало негативное отношение специалистов лесного хозяйства к охотничьему, а охотоведы и зоологи, в свою очередь, не всегда понимали стоящую перед лесным хо-

зяйством проблему сохранения перспективных лесных насаждений и получения высокосортной деловой древесины. Отсюда часто возникали и продолжают возникать острые дискуссии по проблеме «лес и лось». Это, на наш взгляд, связано с узким пониманием механизмов взаимоотношений диких копытных и растительности специалистами как лесного, так и охотничьего хозяйств.

Цель настоящей статьи — дать оценку влиянию диких копытных (преимущественно лосей) на лесную растительность и охарактеризовать основные подходы к изучению роли копытных в лесах при ведении лесного и охотничьего хозяйств.

РАЗЛИЧНЫЕ ОЦЕНКИ ВОЗДЕЙСТВИЯ КОПЫТНЫХ НА РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Различные выводы о влиянии копытных на растительность могут зависеть от различной точности методов исследований. На ранних этапах изучения роли копытных в лесу главное внимание уделялось анализу повреждений лесных насаждений. Степень повреждения деревьев и кустарников в результате отчуждения их массы копытными служила своего рода показателем влияния копытных на лесную растительность. Почти во всех работах, касающихся изучения роли копытных в лесах, проводился анализ повреждений лесных насаждений. В этих работах дана лишь качественная оценка тех или иных повреждений и нет количественной оценки в изменении годичной продукции поврежденного насаждения. В большинстве исследований применялась методика Олдуса (Aldous, 1944) с изменениями и дополнениями. Сущность методики — глазомерная оценка кормов, их ресурсов и выяснение степени их использования копытными в местах зимнего обитания. Подобные данные характеризуют общее состояние зимних пастбищ лесных копытных и участие каждой породы в составе зимних угодий и в общем балансе зимних кормов лосей и других копытных. Иными словами, подобные сведения характеризуют всего лишь различную предпочитаемость копытных к тем или иным видам кустарников и деревьев.

Совершенно не изучались изменения под влиянием копытных продуктивности растительного сообщества. Очевидно, это связано с тем, что большинство лесоводов и зоологов были увлечены выяснением размера и характера повреждений лесных насаждений в зависимости от плотности населения копытных, возраста, состава и полноты насаждений. Вместе с тем большой цикл работ, выполненных по этой тематике, ценен огромным фактическим материалом, который позволяет охарактеризовать предпочитаемость разных видов деревьев и кустарников в балансе зимних кормов лосей и других копытных.

Несмотря на методические трудности, некоторые авторы приводят интересные соображения и наблюдения о роли копытных

в лесном хозяйстве в зависимости от плотности населения копытных и размеров площадей лесных посадок. Предлагаются возможные меры по снижению вредной деятельности копытных. Так, М. Л. Калецкая и К. А. Кудинов (1967) установили, что процент потерь деловой древесины из деревьев, поврежденных лосями, зависит от диаметра и высоты стволов. Меньшие потери в выходе деловой древесины наблюдаются у деревьев с большим диаметром, а наибольшие потери при меньшем диаметре. При одинаковых диаметрах с увеличением высоты процент потерь древесины убывает. Считается, что для крупных стволов сосны потери в выходе деловой древесины за счет повреждения лосей составляют около 20% (Калецкая, Кудинов, 1967). Эту цифру, как считают упомянутые авторы, следует относить только к совокупности поврежденных деревьев, а не к насаждениям, в которых всегда присутствуют поврежденные и неповрежденные деревья. Необходимо отметить, что процент повреждения лосем древесных пород зависит от возраста, степени смешанности насаждения и характера его распределения по территории. Например, в Карелии повреждаемость сосновых молодняков, примыкающих к полям, достигает 73%, около дорог — 71%, а в глубине насаждений — 63% (Червонный, 1967). По данным того же автора, повреждаемость молодых сосняков, примыкающих к ивнякам и осинникам, достигает 65%, а граничащих с хвойными насаждениями — 60%. К настоящему времени накоплено достаточно много подобных данных о степени повреждения лосями различных древесных пород в разных географических районах СССР (Злотин, Ходашова, 1974; Гатих, 1975; Горбань, 1975, и мн. др.). Исследованиями А. А. Козловского (1960) показано, что в балансе зимних кормов лосей в Центральных районах европейской части СССР сосна составляет 50,8%, ива — 25,3%, осина — 18,7%, береза — 1,5% и прочие — 3,7%, т. е. главным кормом является сосна. Однако по предпочтительности первое место занимают ива и осина, которых в местах обитания лосей недостаточно. Поедаемость ивы составляет 86,4%, осины — 57,0%, а сосны только 23,0% (Козловский, 1960). Таким образом, потребление лосями того или иного вида корма зависит от обилия и распределения корма по территории.

А. А. Козловский (1960) пришел к справедливому заключению, что плотность населения лосей при прогнозе и анализе повреждаемости лесных насаждений имеет лишь относительное значение. Этому послужило фактическое сравнение плотности населения лосей и повреждаемости лесных насаждений в Приокско-террасном и Дарвинском заповедниках. Оказалось, что плотность лосей на сравниваемых территориях различна, а повреждаемость молодняков одна и та же. Отсюда можно сделать вывод, что на основании данных о повреждаемости (в %) и гибели деревьев (в %) нельзя дать точную количественную характеристику деятельности лосей и оценить их влияние на про-

Таблица 1

**Характеристика молодых сосновых насаждений в местах
массовой кормезки лосей**

Характер повреждения сосен	Участок 1 (возвышенность)		Участок 2 (низина)	
	число сосен		число сосен	
	шт.	%	шт.	%
Общее число анализируемых деревьев	742	100	198	100
Сосны, неповрежденные лосем	223	30,0	63	31,8
Сосны, слабо поврежденные лосем (обкусано 2—3 побега)	91	12,3	2	1,0
Сосны, средне поврежденные лосем (обкусано более 5 побегов)	16	2,2	—	—
Сосны, сильно поврежденные лосем (обкусано более 10 побегов)	233	31,4	78	39,3
Сосны обгрызаны, обкусаны и поломаны лосем	139	18,7	3	1,5
Сосны, засохшие в результате повреждения лосем	23	3,1	13	6,6
Естественная гибель сосен в результате усыхания	17	2,3	39	19,7

дуктивность отдельных видов растений и фитоценоза в целом. На степень повреждаемости лесных насаждений, помимо плотности лосей, влияют полнота, состав насаждений и другие факторы. Например, при полноте 0,6 степень повреждения лесных насаждений достигает 50—91% и гибель 4—9%, а при полноте 0,8—1,0 (молодняки) степень повреждения—50%; а гибель достигает 5% (Калецкая, 1959; Калецкая, Кудинов, 1967).

Состояние сосновых насаждений зависит не только от интенсивности воздействия лосей, но и от тех условий, в которых произрастают молодые сосны, т. е. от минерального питания, освещения, водного режима и т. д. Нашими обследованиями на Валдае показано, что при одинаковом воздействии лосей на участки молодых сосен, находящихся в разных экологических условиях произрастания, отмечается различная продуктивность и разное количество угнетенных и засохших сосен (табл. 1). Так, на участке 1, расположенном на возвышенном, хорошо освещенном месте, годовой прирост побегов на модельных деревцах составил от 88,3 до 103,8 г абс. сухого веса. На другом участке (№ 2), расположенном в низине у болота, прирост составил всего 31,4 г на одно деревцо.

Из табл. 1 видно, что число неповрежденных лосями сосен достигает 30—31,8%. Как правило, эти сосны не имеют доступного для лосей корма, что связано с небольшой высотой сосен (0,5—1,0) и глубоким снежным покровом.

В качестве фактора, влияющего на интенсивность использования корма копытными в лесной экосистеме, выступает дис-

персное распределение корма по территории (Владышевский, 1968; Владышевский, Ельский, 1974; Абатуров, 1975а, б), иными словами, различная степень его концентрации или насыщенности. Так, по данным В. В. Червонного (1975), для лосей наибольший показатель насыщенности (т/1000 га) отмечается в лесах Тамбовской обл.— 214, а самый наименьший в Башкирской АССР — 46. Другой показатель обеспеченности кормом (т/1 особь) наибольших величин достигает в Горьковской обл.— 146, а наименьших значений в Саратовской и Оренбургской областях — по 9 т. На основе потребности популяции в кормах и численности можно оценить допустимую плотность населения лосей в различных районах его обитания. В тех районах, где население лосей превышает расчетно-допустимую численность, как, например, в Новгородской и Смоленской областях, необходимо проводить регулирование численности лосей (Червонный, 1975).

Современными исследованиями установлена обратная зависимость между интенсивностью повреждения сосны лосями и ее обилием в составе зимних пастбищ (Падайга, 1975). Между малопоедаемой лосями березой и плотностью населения лосей наблюдается прямая связь. Сильное повреждение березы отмечается при высокой плотности лосей (более 7 особей на 1000 га), т. е. потребление этой породы лосями служит показателем недостатка кормов на зимних пастбищах (Падайга, 1975). Ранее на это указывал П. Б. Юргенсон (1959), А. А. Козловский (1960) и другие авторы.

Следует отметить, что в некоторых районах (Лапландский заповедник) береза в питании лосей выполняет ту же роль, что и сосна (Семенов-Тянь-Шанский, 1948).

В. В. Червонный (1975) пришел к выводу, что участие лесных пород в питании лосей не пропорционально обилию этих пород в природе. Это свидетельствует о том, что исходя только из общих запасов того или иного вида корма (породы) в природе нельзя объяснить степень повреждаемости тех или иных пород лосями. Последняя во многом будет зависеть от распределения и размеров вырубок и посадок, а также от плотности населения лосей. Недавними исследованиями показано, что чем меньше площадь зарастающих вырубок и осинников, тем сильнее повреждаются посадки сосны (Попов, 1975).

Приведенные данные характеризуют закономерности повреждений лесных насаждений копытными. Однако без изучения влияния копытных на продуктивность отдельных видов растений они не могут охарактеризовать собственно реакцию растений при отчуждении их массы копытными. Поэтому изучение продуктивности лесной растительности в зависимости от воздействия копытных представляет большой интерес с точки зрения роли этих животных в биопродукционном процессе наземных экосистем. Ранее некоторые авторы подчеркивали, что при оцен-

ке роли копытных в лесных экосистемах нельзя исходить из анализа только повреждений подроста (Swintzenberg, Nelson, Jenkins, 1955). Упомянутые авторы указывали, что даже при объедании белохвостым оленем $\frac{2}{3}$ подроста клена сахарного остается свыше 500 деревцев (на площ. 0,4 га) в хорошем состоянии, которые в дальнейшем образуют сомкнутое насаждение. Отсюда следует, что только комплексное изучение продуктивности растительности и реакций отдельных видов растений на отчуждение их растительной массы копытными даст полное представление об истинной роли копытных в лесных экосистемах.

Копытные млекопитающие (зубр, лось, олень, косуля, кабарга, кабан и др.) используют различные пространственные ниши лесной экосистемы и разные части растительного покрова (траву, побеги кустарников, подроста и деревьев), т. е. преимущественно нижний ярус леса. Последний является тем звеном, от которого зависит формирование всего лесного фитоценоза. Потребление копытными в пищу растительного корма является одной из статей расхода первичной продукции леса. Известно, что в лесу млекопитающие (в том числе копытные) используют обычно незначительное количество кормовых ресурсов (до 30%), что определяется низкими величинами запаса доступного корма и различной концентрацией его в пространстве (Владышевский, 1968; Владышевский, Ельский, 1974; Абатуров, 1975а). Б. Д. Абатуров (1975а) считает, что низкий процент использования млекопитающими запасов растительности в лесу связан с небольшим интервалом между исходным и критическим уровнями запасов корма для животных в этой экосистеме. Если исходить только из величины потребленного растительного корма, то воздействие копытных на лесную растительность невелико. Например, кабан, использующий самый нижний ярус леса, может потреблять за год с 1 м² поверхности 452,2 г (сырой вес) корма (Лебедева, 1956). Потребление корма кабаном в среднем составляет доли процента от продуцированной фитоценозом годовой биомассы с этой же площади.

По нашим данным, полученным на основании определения потребления растительной продукции лосями по их экскрементам (Кузнецов, 1975, 1976), лоси потребляют 9,7—16,3 кг/га в год, что составляет опять же доли процента продуцированной фитомассы за год (7,8 т/га, Головенко и др., 1976). Таким образом, по одному потреблению корма мы можем выяснить и определить непосредственно только трофическую нагрузку копытных в лесной экосистеме. Вместе с тем изучение интенсивности потребления млекопитающими корма и эффективности его трансформации является важным звеном в биогеоценологических исследованиях (Абатуров, Кузнецов, 1976) и в анализе экологических и физиологических адаптаций. В этом отношении наши знания об

интенсивности потребления пищи копытными в естественной обстановке недостаточны.

Интересен тот факт, что дикие копытные могут затрачивать до 60—70% суточного времени на пастбу. Это находится в тесной зависимости от доступности, обилия и качества корма в природе. Кстати, отметим, что в условиях загона, при избытке корма, время, затраченное на потребление пищи, составляет у копытных — от 20 до 30% времени суток (Слоним, 1962). В сущности, величина суточного потребления пищи является эколого-физиологической характеристикой вида, отражающей условия добывания корма и уровень его запаса в природе. Знание суточной нормы потребления корма необходимо для определения допустимых плотностей населения копытных в соответствии с емкостью кормовых ресурсов лесных угодий.

Для оценки воздействия копытных на продуктивность растительности используются самые разнообразные методы. Путем закладок пробных площадок показано, что корневая масса кормовых растений, используемая кабаном, восстанавливается с различной скоростью. Корневая масса луговых видов растений (репяшок, борщевик, разные виды клеверов) на открытых полянах в лесу через год после повреждения их кабаном увеличивается на 123,1%, тогда как в субальпийском поясе корневая масса репяшки, щавеля и очитка через 2 года восстанавливается всего на 51%. Другой вид кормового растения кипрей на пороях кабана через год увеличивает корневую массу на 50% по сравнению с контрольными участками (Дуров, 1970). При большой плотности населения кабаны оказывают отрицательное воздействие на корневые системы деревьев и угнетают некоторые травянистые растения. Приведенные данные показывают лишь относительную роль кабана, так как нет сведений о годовом приросте корней. Прирост запаса всей корневой массы растений связан с многими факторами (экологические условия роста, состав минерального питания и т. д.). В разных экологических ситуациях роль кабана будет различна как по масштабу, так и по результатам воздействия на лесное сообщество. Этот вопрос требует своего тщательного изучения в связи с различными мнениями о роли кабана в лесу. Следует отметить, что кабаны при рытье в лесу способствуют заделке желудей в почву. Специально для этой цели некоторые лесоводы прошлого практиковали выпас свиней в лесу.

Интересные результаты опубликованы по крупным копытным. Так при помощи маркировки веток деревьев и кустарников удалось установить, что в снежную зиму канадские и длинноухие олени могут использовать до 82% годовых побегов деревьев и кустарников (Hoskins, Dalke, 1955). Сходные данные по такой же методике получены Мак-Каллохом (McCulloch, 1955), который показал, что использование годового прироста веточных кормов достигает 85—90%, при этом снижается по-

требление годичных побегов у кустарников, находящихся под снегом. На лесных вырубках Канады виргинские олени и лоси используют 10,3% (53 кг/га) от всего запаса доступного корма (Telfer, 1972).

Изоляция участков лесной растительности от копытных дает существенные результаты. Трехлетняя изоляция сосны (*Pinus ponderosa*) от белохвостых оленей в Западном Монтане показала, что олени уничтожили почти все (99%) сосенки вне изоляции, тогда как внутри изоляции сосны продолжали хорошо расти (Nicks, Adams, Blaire, 1956). Авторы указывают на необходимость сокращения численности оленей, так как при существующей плотности населения белохвостых оленей (1040 особей на 1000 га), возобновление и рост хвойных невозможен. Более показательные результаты были получены в опыте с изоляцией 2 участков (45×180 м) спелого насаждения в течение 15 лет с 1939 по 1954 г. (Webb, King, Patric, 1956). Оказалось, что количество веточного корма у клена сахарного в изоляции больше, чем вне ее, однако эта разница составляла в 1950 г. 39% и за последующие 4 года уменьшилась до 18%. На основании этого упомянутые авторы предположили, что корневая конкуренция, сомкнутость крон и другие факторы оказывают на клен сахарный большее влияние, нежели олени. В отношении желтой березы и бука 15-летняя изоляция от оленей положительных результатов не дала, так как желтой березе для произрастания необходима влажная минерализованная почва и много света, а для бука необходима заделка его орешков оленями в почву, поэтому вне изоляции всходов бука больше. Плотность населения оленей в годы наблюдений авторов изменялась от 73 до 166 особей на 1000 га, т. е. в среднем была относительно постоянной.

Большое значение для правильных оценок воздействий копытных на продуктивность растительности имеют опыты, проведенные Янгом и Пейном (Joung, Raupе, 1948) по экспериментальному обрезанию растительности. Ими, в частности, показано, что обрезание кустарника *Scanothus* весной или осенью до 75% эффективно не отражается на выходе продукции, тогда как подрезка 50% летом приносит очень большой ущерб растительности. Поэтому пастбища с этим кустарником нежелательно использовать до позднего лета. В период позднего лета и ранней осенью можно обрезать лишь до 60% роста этого кустарника. Интересно, что обрезание на 100% в течение весенне-летнего периода привело к постоянному уменьшению роста и к гибели растений в течение 7 лет. Обрезание на 100% весной привело лишь к небольшому уменьшению общего выхода продукции в течение 6 лет. Янг и Пейн (Joung, Raupе, 1948) считают, что использование кустарников в районе исследований (северный Идахо) более чем на 60—65% будет приводить к их подавлению и произрастанию кустарников и трав с более низкой поедае-

Таблица 2
Влияние лося на рост побегов древесных пород
(Бородин, 1959а)

Порода	Средняя величина побегов с деревьев						Уменьшение размера (в %) побегов на поврежденных растениях		
	неповрежденных			многократно поврежденных					
	длина, см	диа- метр, мм	вес 100 по- бегов, г	длина, см	диа- метр, мм	вес 100 по- бегов, г	длина, см	диа- метр, мм	вес 100 по- бегов, г
Сосна (побеги с хвоей)	14,8	4,3	884	5,5	2,5	196	63	42	78
Береза	21,4	2,0	57	17,2	1,8	38	20	10	33
Осина	20,3	3,5	150	18,8	2,9	98	7	17	35
Ива серая	36,6	3,8	325	17,6	2,7	87	52	29	73
Рябина	23,1	4,5	354	19,1	3,7	171	17	18	52

П р и м е ч а н и е. Средние величины установлены по 3 пробам, в каждой из которых взято по 100 побегов. Диаметр побегов измеряли у их основания.

мостью. В то же время упомянутые авторы указывают, что в других районах возможно использование хорошо поедаемых кустарников до 75% годовой продукции. Последнее свидетельствует о необходимости регионального подхода к установлению норм изъятия растительности копытными и, соответственно, допустимой численности копытных.

К оценке повреждаемости древесных пород копытными с точки зрения продуктивности в нашей стране один из первых подошел Л. П. Бородин (1959а), который показал, что у поврежденных лосями деревьев резко снижается прирост по диаметру, длине и весу побегов (табл. 2).

Из табл. 2 видно, что наибольшее уменьшение роста у поврежденных деревьев по диаметру, длине и весу отмечается у сосны и ивы серой, затем у рябины и меньше всего влияние лосей сказывается на березе и осине. Таким образом, хорошо поедаемые виды в большей степени испытывают воздействие лосей. Это нами показано на примере лесных посадок Новгородской обл.

По исследованиям А. А. Козловского (1960), годичный прирост побегов сосен, сильно поврежденных лосями, составляет лишь 12—21% прироста неповрежденных сосен, т. е. значительно уменьшается восстановительная функция деревьев. К сожалению, приведенные данные не показывают, какова конкретная реакция разных видов деревьев на отчуждение их растительной массы лосями, т. е. не ясно, снижается или нет продуктивность одного дерева в последующие годы. По этой же причине трудно использовать интересные материалы М. Д. Перовского (1975) по динамике запаса веточного корма лося. В этой работе

Таблица 3

Зависимость потребления лосями корма от величины его запаса на деревце

Средний запас доступного корма (в г сухого веса) на одно деревцо	Степень использования кормового запаса, %
41	0
65	1—40
137	42—80

уделено основное внимание имитации деятельности лосей по отчуждению ими 60, 75 и 100% общего запаса веточного корма, без анализа годичного прироста конкретных деревьев. Поэтому трудно из общего запаса веточного корма, образующегося в результате прироста различных лет, выделить запас, относящийся только к годичному приросту. Вместе с тем изменение прироста годичной продукции является основным критерием продуктивности растительности и реакций растений на отчуждение их массы. Это главный аспект исследования роли фитофагов — растительноядных млекопитающих в растительных сообществах.

Нами на Валдае был определен уровень потребления лосями кормов на постоянных модельных соснах (под наблюдением находилось 100 сосен), находящихся в условиях активного воздействия лосей и в изоляции от них. В местах интенсивного использования лосями сосняков годичный прирост побегов у сосенок в среднем составил 28 г на 1 дерево (абс. сух. вес). Это составляет всего 50% от съеденных лосями побегов за этот же период, т. е. годичный прирост не покрывает отчужденной лосями фитомассы. Интересно, что отдельные деревца поддерживают продуктивность на относительно постоянном уровне. Так, некоторые сосенки при последовательном отчуждении в течение двух лет по 60—80% запаса побегов, почти полностью восстановили их запас к концу последующих вегетаций. По-видимому, устойчивость сосенок к отчуждению их массы зависит от физиологического состояния сосенки и от степени прежнего повреждения лосями. Остается невыясненным вопрос об избирательности поедания лосями тех или иных сосен. Одним из факторов, влияющих на избирательность поедания, может служить величина запаса корма на каждом отдельном деревце. Как правило, лоси не объедают те сосенки, которые имеют незначительный запас доступного корма. Чем больше запас доступного корма на сосенке, тем больше степень его использования лосями (табл. 3).

Интересно, что полное или почти полное объедание лосями сосен носит, по-видимому, случайный характер и наблюдается обычно у тех сосенок, которые имели единичные побеги. Так, использование лосями 85—92% запаса доступного корма пришлось на деревца с запасом корма 15—32 г.

Л. П. Бородин (1959а, б) на основе изучения продуктивности сосны пришел к выводу, что сосны меньше всего повреждаются лосем в густых насаждениях. Так, снижение общей продуктивности (годовая продукция одного дерева) сосны под влиянием лосей в густых молодых насаждениях (38—47 тыс. деревьев на 1 га) составляет 44%, в лесных посадках (5 тыс. деревьев на 1 га)—50, в редком насаждении сосен естественного возобновления под пологом леса—76 и у одиночных деревьев на полянах—97%. При этом наибольший запас корма зарегистрирован у одиночных деревьев на полянах, т. е. и в этом случае наибольшее использование соответствует наибольшему запасу. Здесь следует подчеркнуть, что эта зависимость проявляется не просто по отношению к общему запасу фитоценоза или отдельного дерева, а именно по отношению к доступному запасу корма. Например, на Валдае, когда под влиянием лосей общий запас корма в лесных посадках резко снижается, лоси по-прежнему интенсивно используют такие посадки. Это связано с тем, что площадь посадок (в районе наших исследований) занимает меньше 0,01% по отношению к площади спелых насаждений, а корм на сосенках остается еще доступным.

К сожалению, остается неисследованным вопрос о том, как влияет отчуждение фитомассы сосны на продуктивность других видов растений (например, вереск, береза и др.). Накопление данных о характере изменения продуктивности одних видов растений при отчуждении копытными растительной массы у других видов растений даст точную картину воздействия копытных на растительность лесной экосистемы и ее продуктивность.

ВОЗМОЖНЫЕ ПОДХОДЫ К РАЦИОНАЛЬНОЙ ЭКСПЛУАТАЦИИ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

В 1950—1960 гг. наблюдался демографический взрыв численности лосей, который привел к сильному воздействию популяций лосей на лесную растительность. Обычно считается, что рост плотности населения лосей связан с хорошей охраной. Однако это не совсем правильно. Рост численности лосей скорее был связан с увеличением их — кормовых ресурсов в результате сплошных концентрированных рубок на больших территориях. Действительно, в СССР сплошные концентрированные рубки начали применяться более 30 лет назад, на которых успешное лесовозобновление значительно увеличило емкость кормовых ресурсов. Согласно Атласу лесов СССР (1973), в лесах различных групп молодняки хвойных составляют в европейской части 46—24% лесопокрытой площади, в азиатской 25—6%; мягколиственные породы, соответственно, в европейской части 37—27%, а в азиатской части 32—3%. Таким образом, естественные молодняки на вырубках и лесные культуры являются

основным доступным кормом для копытных. На вырубках резко возрастает продуктивность травянистого покрова (Лебле, 1959, и др.), что также способствует улучшению кормовой базы копытных. Интересно, что в Канаде (северо-восточная Миннесота) большая плотность населения лосей также связана с рубками, площадь которых составляет 21% (Peek, Urich, Maskie, 1976). Из приведенного можно сделать вывод, что благодаря рубкам и посадкам на них, обеспечивающим доступными кормами лосей, численность последних значительно возросла. Иными словами, резкое увеличение численности лосей — это реакция вида на увеличение количества доступных кормовых ресурсов. Здесь и было положено начало «конфликта» между лосем и лесом. Можно выделить два подхода при обсуждении и решении этой проблемы: лесохозяйственный и экосистемный. Тот и другой подходы часто требуют различных решений при ведении лесного хозяйства. Лесохозяйственный подход требует, чтобы воздействие диких копытных на лесную растительность не снизило выход качественной высокосортной древесины. При экосистемном подходе важно оценить продуктивность не только отдельного вида растений или животного, но и экосистемы в целом.

Рассмотрим лесохозяйственный подход к проблеме «лес и лось». Лесоводы, оценивая лесохозяйственный ущерб, вызванный деятельностью лосей, часто не учитывали экологические особенности вида. Лось, еще до появления больших площадей вырубок, придерживался в таежной зоне тех мест, где были сконцентрированы его запасы корма. Такая черта в экологии лося — придерживаться мест с наибольшей концентрацией корма — осталась у лося и при значительном увеличении общей емкости кормовых угодий. Особенно это проявляется в зимний период, когда лоси концентрируются в молодых насаждениях сосны, рябины, дуба и других пород, оказывая сильное воздействие на их формирование и продуктивность.

В связи с крайне неравномерным использованием территории лосями и интенсивным повреждением ими сосны, осины, ив в зависимости от обилия последних в составе зимних пастбищ В. И. Падайга (1975) сделал вывод, что хозяйственно допустимая численность лосей должна устанавливаться на основе запаса кормов в молодых насаждениях, т. е. в местах их зимней концентрации. Этому же мнению придерживаются П. Б. Юргенсон (1959), А. А. Козловский (1960) и др. Напротив, для другого вида копытных — косули, относительно равномерно использующей нижний ярус леса (высота до 1,1 м), допустимая численность определяется исходя из общего запаса древесно-веточных кормов на всей территории (Падайга, 1975). Плотность населения косули в 60 особей на 1000 га считается оптимальной нормой для кормных угодий (Беляков, 1975). При выяснении допустимой плотности населения других видов

копытных (кабан, кабарга, зубр и др.), использующих иные кормовые ниши, необходимы специальные методы для определения их кормовых запасов.

Важно установить соотношения между плотностью населения копытных и запасом их доступного корма и, далее, при каких соотношениях указанных величин влияние копытных на рост и формирование древесных пород было бы минимальным. В этом направлении интересные результаты получены М. Л. Калецкой и К. А. Кудиновым (1967), которые установили, что повреждения лосем густых сосновых насаждений прекращается по достижении ими 25-летнего возраста и при плотности населения лосей 1—3 головы на 1000 га, когда на одного лося приходится 25 га молодняков. Рекомендации упомянутых авторов обеспечивают выращивание высокотоварных древостоев при условии постоянного обитания лосей. Они считают, что для этого необходима исходная густота сосновых молодняков (2—5-летнего возраста) 10—20 тыс. деревьев на 1 га и плотность населения лосей — 1 особь на 15 и более га сосновых молодняков. По данным А. А. Козловского (1960), при плотности населения лосей 1 особь на 25 га молодняков сосны повреждения ее не выявляются.

Польский исследователь К. Морев (Morov, 1974) также показал, что при плотности населения 1 лось на 30 га соснового насаждения I класса повреждения, вызванные лосями, не будут иметь хозяйственного значения. По-видимому, это может иметь место только при условии равномерного распределения лосей и большой площади лесных посадок, т. е. при высокой обеспеченности кормом одновременно на большой территории. Как правило, чем меньше площадь вырубki или лесных культур, тем больше воздействие на них копытных. Поэтому сам по себе показатель: площадь молодняков сосны, приходящаяся на 1 лося, свидетельствует лишь об основных кормовых ресурсах популяции лосей на той или иной территории. По этому показателю можно в какой-то степени судить об ожидаемых воздействиях лосей на лесные посадки. Например, в Горьковской обл. площадь молодняков сосны, приходящаяся на 1 лося, составляет 112 га, тогда как в Новгородской обл. всего 4,3 га (Червонный, 1975). Естественно, что в Новгородской обл. воздействие лосей на лесные посадки наиболее заметно. Учитывая, что степень воздействия лосей на лесные посадки во многом зависит от размера последних, становится понятным отсутствие в некоторых случаях четкой зависимости между плотностью населения лосей и их кормовыми запасами.

Для оленей, у которых суточное потребление корма значительно меньше, чем у лосей, допустима большая плотность на территорию. Например, в Северной Америке плотность населения белохвостых оленей, при которой поддерживается относительный запас кормовых растений, не должна превышать

Таблица 4

Площадь зимних кормовых угодий (в га), необходимая для одного
лося при оптимальной плотности их населения

Насаждения	Сомкнутые	Средней сомкнутости	Разомкнутые
Сосны	64	9	6
Осины	36	24	20
Ивы	9	11	22

166 особей на 1000 га (Юргенсон, 1957). Относительно высокая оптимальная плотность оленей поддерживается в Чехословакии, Прибалтике в соответствии с кормовыми возможностями территорий.

Согласно данным многих авторов, для Европейского континента допустимую плотность лосей можно принять в 3—5 голов на 1000 га, однако реальное воздействие на лесную растительность даже при такой плотности лосей будет зависеть от доступности корма и его распределения на территории. Например, установлено, что при небольшой плотности населения лоси потребляют до середины зимы веточный корм предпочитаемых лиственных пород, а после в связи с недостатками кормов переходят на сосну, березу и другие породы (Александрова, Красовский, 1961). Другой интересный факт приводит в своей монографии Е. К. Тимофеева (1974): в сосновых лесах при плотности населения 5—6 особей на 1000 га лоси уже в начале зимы концентрируются в сосновых молодняках. Надо полагать, что в этом случае лоси окажут влияние на сосняки.

Исследованиями в Карелии установлено, что ущерб молодым сосновым насаждениям лоси могут наносить в том случае, когда они используют около 2 т веточного корма с 1 га, при общем запасе 5 т на 1 га (Никифоров, Гибет, 1959), т. е. при отчуждении 40% запаса кормов. Вместе с тем считается, что при обеспечении кормом каждого лоса 8,5—9,1 т повреждаемость всех стволов достигает 23,3%, побегов — 33,3%, а скус вершин и полóm стволов составляет 2,7%, что с хозяйственной точки зрения является несущественным (Козловский, 1960). Учитывая, что запас корма в угодьях должен составлять не менее трехкратной потребности в нем лосей, А. А. Козловский (1960) рассчитал площадь зимних кормовых угодий (табл. 4).

Приведенные выше данные имеют большое значение не только для практики лесного хозяйства, но и являются ценными для понимания проблемы регуляции численности копытных в соответствии с емкостью их кормовых ресурсов. Однако, по нашему мнению, если будут получены конкретные данные о соотношении плотности населения копытных и площади молодняков (основных кормовых запасов) для всех лесных

видов копытных в различных географических и экологических условиях, проблема взаимоотношений копытных и растительности, с лесохозяйственной точки зрения, все же окончательно не может быть решена. Это связано с тем, что копытные даже при высокой обеспеченности их кормом скорее будут использовать более доступные корма, т. е. лесные культуры, сохранность которых не гарантирована при постоянном, даже небольшом их использовании копытными. Кроме того, следует иметь в виду тот факт, что численность млекопитающих всегда находится в соответствии с кормовыми ресурсами среды, т. е. при увеличении кормовой базы будет возрастать и численность копытных. Для сохранения молодых насаждений одним из важных способов может быть регуляция численности копытных и ее поддержание на определенном уровне. Однако не во всех случаях отстрел дает положительные результаты, например, в лесах Крымского охотничьего хозяйства (Янушко, 1957; Козловский, 1960). Более того, отстрел или изъятие части популяции способствует увеличению продуктивности этой популяции, что показано на многих видах млекопитающих. В этом случае необходимо строго поддерживать численность копытных на низком уровне. Против регуляции численности лосей отстрелом выступает А. А. Салганский (1975), который предлагает решать эту проблему путем биотехнического и зоотехнического освоения популяции лосей.

В силу самой экологической природы лося постоянные локальные эффекты воздействия лосей на лесные посадки не исключены даже при низкой плотности лосей. Лоси повреждают посадки в тех местах, которые более подходящи для жизнедеятельности копытных в зимнее время. Постоянное и длительное воздействие одиночных зверей может привести к тому, что из лесных посадок сосны не сформируются насаждения, пригодные для лесохозяйственных нужд. Обычно лесохозяйственными неперспективными насаждениями считаются те, в которых в хорошем состоянии насчитывается менее 500 деревьев 6—15-летнего возраста (Тыниссон, 1975).

Исходя из лесохозяйственных требований, мы можем прийти к выводу, что для получения деловой древесины важно сохранение молодых посадок до того момента, когда сосенки выйдут из-под «морды» лося. Иными словами, сосенки пройдут ту критическую зону (от 1 до 2,5 м), в которой они интенсивно повреждаются лосями. Весь период прохождения сосной критической зоны составляет 10—15 лет (Козловский, 1960), по другим данным, 10—20 лет (Толкач, 1975).

Некоторые исследователи предлагают путем увеличения густоты сосновых культур защитить посадки от лосей. Удовлетворительный результат подобная защита может дать только в том случае, если плотность населения лосей не превышает 5 особей на 1000 га (Бородин, 1959б). В связи с тем, что для

многих лесных регионов страны не установлены плотности населения лосей, при которых деятельность лосей отрицательно не сказывается на лесных посадках, можно было бы принять в качестве «ориентировочной» плотности лосей в 1—3 особи на 1000 га. Такую меру можно применять лишь в лесах с хорошо налаженной службой регуляции численности копытных. В лесах с наиболее ценными породами все же необходимо применять более радикальные способы защиты лесных культур.

По нашему мнению, наиболее радикальным способом защиты лесных культур от лосей является огораживание в течение 10—15-летнего периода посадок с 5 до 15—20-летнего возраста. Применение химических репелентов (керосин, «корнито́ль», нафталин, гербисид 2, 4ДУ и др.) особых положительных результатов не дало (Козловский, 1960). Даже при условии создания сильнодействующего репелента вряд ли целесообразно его применять на больших территориях в связи с нежелательными последствиями для охотничьего хозяйства. Применение биологических способов защиты (увеличение доступных кормовых ресурсов за счет посадки быстрорастущих и хорошо поедаемых кустарников, подкормка и т. д.) в некоторых случаях может дать эффект. Опыт, проведенный на Украине, показал, что в тех лесничествах, где сохранились плантации бересклетов, повреждаемость пород (дуба, ясеня, клена и липы) копытными была в 3—5 раз меньше, нежели на тех участках, где бересклета мало или совсем нет (Карпенко, 1975). Упомянутый автор указывает, что 1 га плантации бересклетов может дать 2—4 т питательного веточного корма. С другой стороны, есть данные, что подкормка в зимний период не снижает уровня повреждения копытными леса (Вербила, 1975).

Огораживание лесных посадок безусловно трудоемкое дело, однако если учесть, что в результате повреждений посадок копытными, лесное хозяйство несет громадные убытки, исчисляемые по всей стране десятками миллионов рублей, можно по-иному отнестись к этому способу защиты. Следует подчеркнуть, что при должном внимании к этому вопросу соответствующих научных организаций безусловно будут разработаны эффективные способы защиты (в том числе различные типы изгородей — электрические и т. п.) лесных посадок от копытных. Считается, что стоимость огораживания 1 га лесных культур разными типами изгородей составляет в среднем от 90 до 174 рубля, а при увеличении огораживаемого участка стоимость будет уменьшаться (Вербила, 1975). По данным упомянутого автора, стоимость закладки культур (6,4 тыс. га) сосны, дуба, ясеня, поврежденных копытными, составила 1161,6 тыс. рублей, а потери среднего годовичного прироста древесины за 10 лет достигли 800 тыс. рублей. Исходя из этого, нетрудно подсчитать, что денежные убытки в результате уничтожения копытными

лесных посадок значительно превышают стоимость изгороди, которой можно было бы предотвратить весь перечисленный ущерб. Более того, дальнейшее формирование сохранившихся культур безусловно не только бы окупило огораживание, но и дало значительную денежную прибыль за счет реализации деловой древесины. Такой подход к эксплуатации лесных культур еще требует внимательного изучения, однако при разумном планировании посадок лесных культур и улучшении охотничьих угодий мы можем вести комплексное лесохозяйственное хозяйство с лесохозяйственным уклоном.

При лесохозяйственном подходе к решению проблемы взаимоотношений копытных и лесной растительности необходимо создавать «хозяйственно целесообразную плотность» населения копытных, т. е. ту наибольшую плотность населения животных, которая не вызывает истощения кормовых ресурсов и не причиняет вреда лесному хозяйству (Юргенсон, 1959), при этом без действенной защиты лесных посадок от копытных не обойтись. Таким образом, при лесохозяйственном способе эксплуатации лесной экосистемы важно, с одной стороны, поддерживать численность копытных на том низком уровне, при котором копытные не оказывали бы существенного влияния на формирование естественного подроста леса, ценных в хозяйственном отношении древесных пород, а с другой — наладить эффективную защиту лесных культур, культивируемых человеком.

Экосистемный подход к проблеме «лес и копытные» связан с комплексным использованием всех биологических ресурсов охотничьего и лесного хозяйств. Главным принципом ведения хозяйства при таком подходе является использование большей части годичной биологической продукции, а не получение только высокосортной древесины или только охотничьей продукции. Мы присоединяемся к концепции, согласно которой продуктивность лесной (или другой) экосистемы в результате рубок или влияния копытных не уменьшается, а происходит только перераспределение формирующейся биологической продукции на другие ярусы экосистемы. Более того, имеются данные, показывающие, что копытные способствуют увеличению продуктивности растений. Так, в Польше на сельскохозяйственных полях при потреблении зеленого вещества косулями (плотность 1,48 особ./га) и зайцами-русаками (плотность 1 особ./га) от 7 до 11% в зимний и от 0,2 до 1,5% в летний периоды, урожайность зеленой массы сельскохозяйственных растений не только не снизилась, а наоборот, увеличилась у ржи и ячменя на 5—10%, капусты — на 18% (Kaluzinski, Bresinski, 1976).

Снижению продуктивности препятствует увеличение фотосинтеза у поврежденных растений, компенсаторный рост неповрежденных видов и другие процессы (Абатуров, 1975а, и др.). В конечном итоге даже сильно поврежденная копыт-

ными лесная растительность будет иметь сомкнутые лесные насаждения.

Исходя из эволюционных отношений консументов и продуцентов, первые более зависимы и чувствительны к изменениям в динамике продуцентов, служащих пищей для консументов. На это обстоятельство на примере растительноядных животных недавно указал Б. Д. Абатуров (1975а, 747—748): «...растительноядные животные более чувствительны к уменьшению запасов растительности, чем сама растительность, для них чрезмерное изъятие растительной массы губительнее, чем для самой растительности, и они раньше реагируют на величину изъятия; снижая свою численность, мигрируя, залегая в спячку и т. д.». В связи с этим особую значимость приобретает выяснение биологической продуктивности как отдельных видов растений и животных, так и экосистемы в целом.

При ведении рационального лесохозяйственного хозяйства необходимо правильно контролировать кормовую емкость угодий и регулировать плотность населения животных. Определение емкости кормовых ресурсов и допустимых норм при изъятии животными годичного прироста растений связано с целым комплексом методик (Браун, 1957; Юргенсон, 1959; Козловский, 1960; Боровик, 1975; Зиединьш, Падайга, 1975; Дунин, 1975; Кузнецов, 1975, 1976; Абатуров, 1977, и др.). В целом считается, что использование животными до 70% массы растений отрицательно не сказывается на продуктивности растительности (Браун, 1957; Абатуров, 1975а, 1977). Последнее необходимо учитывать при создании оптимальной экологической плотности, которая характеризует такую плотность населения, при которой кормовые ресурсы всей экосистемы не уменьшаются (Юргенсон, 1959). При экосистемном подходе возможно создание оптимальной плотности популяции и соответственно увеличение выхода охотничьей продукции, что трудно осуществить при лесохозяйственном производстве, так как при оптимальной экологической плотности копытных трудно вне изоляции сохранить лесные посадки и создать из них перспективные лесные насаждения. Копытные в этом случае находятся в противоречии с лесными посадками, в которых они стремятся оптимально использовать доступные кормовые ресурсы. Поэтому целесообразнее в менее ценных лесных массивах отказаться от получения деловой древесины и более эффективно использовать охотничье-промысловую продукцию и другие виды биологической продукции.

Поддержание оптимального уровня численности всех видов охотничьих животных связано с более эффективным использованием кормовых ресурсов и увеличением выхода вторичной продукции. Считается, что при плотности 5 лосей на 1000 га можно вести охотничье хозяйство на них (Юргенсон, 1959), однако при такой плотности населения показатели плодови-

тости у лосей будут ниже, чем при плотности 7—8 голов на 1000 га, при которой показатели плодовитости наибольшие (Канаков, 1975). Отсюда видно, что важным характерным показателем оптимальной плотности населения животных является их плодовитость. Выявление оптимальной численности копытных тесно сопряжено с определением емкости их кормовых ресурсов. В качестве подхода к этому можно привести исследования П. Ф. Казневского (1959), который для настоящих оленей средней полосы европейской части СССР выделяет, в зависимости от кормовых ресурсов, три градации плотности населения настоящих оленей: 1) небольшая—5 особей на 1000 га (кормом обеспечены); 2) средняя—12 особей на 1000 га (благоприятные кормовые и экологические условия); 3) высокая—18—20 особей на 1000 га (при обилии корма и мало-снежных зимах). Аналогичные исследования проведены Д. В. Владышевским (1968) и многими другими авторами.

При комплексном использовании лесных территорий необходимо создание единых охотничье-лесных хозяйств с принципом многосторонних мероприятий по использованию древесины, охотничьей продукции, развитию туризма и т. д. (Юргенсон, 1973). Высокое значение в комплексном хозяйстве приобретает развитие таких побочных лесных пользований, как пчеловодство, рыбное хозяйство и др. Комплексный способ использования лесных территорий в экономическом отношении не менее перспективен, нежели чисто лесохозяйственный. Реализация только охотничьей продукции дает немалые доходы. Если к этому добавить доходы при реализации другой лесной продукции (ягод, грибов, лекарственных трав и пр.), то доход с единицы территории возрастет. Доход от продажи лицензий, реализации охотничьей продукции может составлять известную долю в бюджете комплексного лесохозяйственного хозяйства. Кроме того, проводя рубки с целью омоложения лесных угодий и повышения их продуктивности, комплексное хозяйство значительно может пополнять свой бюджет.

Ведение различных видов хозяйств на одной территории невозможно без фундаментальных знаний биопродукционного процесса в экосистеме. Именно изучение продуктивности различных видов в экосистеме и экосистемы в целом позволит более правильно прогнозировать и соответственно управлять биопродукционным процессом.

Следует подчеркнуть, что почти все современные лесные экосистемы находятся под сильным антропогенным влиянием. Ежегодные вырубки и посадки занимают большие площади ($\approx 2,5$ млн. га), поэтому возобновление и выращивание ценных древесных пород требует специальных усилий, направленных на защиту молодых посадок от копытных. Сильное воздействие лосей и других копытных наблюдается лишь в нарушенных человеком лесных насаждениях (вырубка, лесные посадки), где

вспышка численности копытных обусловлена лесовозобновлением, т. е. увеличивающимися запасами доступных кормов. Как правило, в ненарушенных человеком естественных экосистемах не наблюдается столь большой концентрации доступной пищи, как на вырубках или в молодых посадках сосны. Таким образом, интенсивность влияния копытных на первичную продуктивность лесных экосистем во многом обусловлена самой деятельностью человека, нарушающей равновесие между первичной и вторичной продуктивностью экосистемы (Кузнецов, 1976). Поэтому сам человек должен активно решать проблему взаимоотношения охотничьей фауны и леса в зависимости от экономических и биологических требований общества.

Л и т е р а т у р а

- Абатуров Б. Д. О механизмах естественной регуляции взаимоотношений растительноядных млекопитающих и растительности.— Зоол. журн., 1975а, 54, вып. 5, с. 741—751.
- Абатуров Б. Д. Реакция растительности на стравливание копытными.— В кн.: Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975б, с. 156/157.
- Абатуров Б. Д. Комплексное изучение первичной и вторичной продуктивности пастбищ аридных зон.— Проблема освоения пустынь, 1977, 4, с. 12—22.
- Абатуров Б. Д., Кузнецов Г. В. Млекопитающие в биогеоценозе.— Природа, 1973, № 10, с. 59—69.
- Абатуров Б. Д., Кузнецов Г. В. Изучение интенсивности потребления пищи грызунами.— Зоол. журн., 1976, 55, вып. 1, с. 122—127.
- Александрова И. В., Красовский Л. И. О зимнем питании лосей в Кировской области.— Зоол. журн., 1961, 40, вып. 8, с. 1246—1250.
- Атлас лесов СССР. М.: Главное упр. геодезии и картографии при Совете Министров СССР, 1973, с. 1—222.
- Беляков В. В. Межвидовые отношения представителей семейства оленевых и влияние их на лес в Калининградской области.— В кн.: Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975, с. 157—158.
- Боровик А. А. Использование усредненного веса скушенных побегов для определения кормовой продуктивности лесных угодий.— В кн.: Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975, с. 158—159.
- Бородин Л. П. К вопросу о роли лося в лесном хозяйстве.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, 1959а, вып. 13, с. 102—110.
- Бородин Л. П. Увеличение густоты сосновых культур как биологический способ защиты сосны от лося.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, 1959б, вып. 13, с. 124—126.
- Браун Д. Методы исследования и учета растительности. М.: ИЛ, 1957, с. 316.
- Вербила В. Леса и охотничья фауна в Литовской ССР.— В кн.: Охотничье хозяйство в интенсивном комплексном лесном хозяйстве. Каунас—Гирюнис, 1975, с. 27—30.
- Владышевский Д. В. Определение оптимальной плотности оленя и косули в лесах юго-западной части Союза.— В кн.: Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск, 1968, с. 13—15.
- Владышевский Д. В., Ельский Г. М. Некоторые закономерности зимнего питания оленя и косули.— В кн.: Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск: Наука, 1974, с. 87—102.
- Гатих В. С. К изучению зимнего питания лося в Припятском заповеднике.— В кн.: Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975, с. 163/164.
- Гинюнас К. П. Об увеличении продуктивности охотничьих угодий.— В кн.: Охотничье хозяйство в интенсивном комплексном лесном хозяйстве. Каунас—Гирюнис, 1975, с. 24—26.

- Головенко С. В., Лазукова Г. Г., Шуйцев Ю. К. Уровни продуктивности ко-
репных сообществ северной части Валдайской возвышенности.— В кн.:
Почвы и продуктивность растительных сообществ. М.: Изд-во МГУ, 1976,
вып. 3, с. 73—96.
- Горбань В. А. Влияние лося на лесовозобновление в Полесье УССР.— В кн.:
Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975, с. 166/167.
- Динесман Л. Г. Влияние диких млекопитающих на формирование древостоев.
М.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 165.
- Дунин В. Ф. Влияние лося на лесные фитоценозы Белорусского Поозерья.—
В кн.: Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975, с. 167—168.
- Дуров В. В. Влияние кабана на состояние его кормовых растений в районе
Кавказского заповедника.— В кн.: Средаобразующая деятельность жи-
вотных. М.: Изд-во МГУ, 1970, с. 35/36.
- Зиединьш Ю., Падайга В. И. Некоторые проблемы комплексного лесохотуст-
ройства и определения зимних кормовых ресурсов оленьих по материалам
лесоустройства.— В кн.: Охотничье хозяйство в интенсивном комплексном
лесном хозяйстве. Каунас—Гирионис, 1975, с. 176—178.
- Злотин Р. И., Ходашова К. С. Роль животных в биологическом круговороте
лесостепных экосистем. М.: Наука, 1974, с. 200.
- Казневский П. Ф. Взаимоотношения леса и оленей в заповедниках СССР.—
Сообщ. Ин-та леса АН СССР, 1959, вып. 13, с. 15—31.
- Калецкая М. Л. Повреждения лосем сосновых молодняков в Дарвинском запо-
веднике.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, 1959, вып. 13, с. 63—69.
- Калецкая М. Л., Кудинов А. А. Формирование сосновых насаждений из густых
молодняков, поврежденных лосями.— В кн.: Биология и промысел лося.
М., 1967, вып. 3, с. 189—215.
- Канаков Е. С. Опыт выявления оптимальной плотности населения лосей в Ка-
лининской области.— В кн.: Охотничье хозяйство в интенсивном комплек-
сном лесном хозяйстве. Каунас—Гирионис, 1975, с. 118/119.
- Карпенко А. В. О качестве зимней подкормки косуль.— В кн.: Охотничье хо-
зяйство в интенсивном комплексном лесном хозяйстве. Каунас—Гирионис,
1975, с. 71—73.
- Козловский А. А. Влияние лосей на возобновление сосны и осины в централь-
ных областях Европейской части СССР.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР,
1959, вып. 13, с. 97—101.
- Козловский А. А. Лес и лось. Охрана леса от повреждений лосями. М.,
ВНИЛМ, 1960, 64 с.
- Клапп Э. Сенокосы и пастбища. М.: Изд-во с.-х. л-ры и плакатов, 1961, 613 с.
- Кузнецов Г. В. Определение потребления растительной продукции лосями по
их экскрементам.— В кн.: Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975, с. 176/
177.
- Кузнецов Г. В. Роль лосей в переносе энергии в лесных биогеоценозах.— В кн.:
Почвы и продуктивность растительных сообществ. М.: Изд-во МГУ, 1976,
вып. 3, с. 140—147.
- Лебедева Л. С. Экологические особенности кабана Беловежской Пуши.— Уч.
зап. Моск. гор. пед. ин-та им. В. П. Потемкина, 1956, 61, зоология,
вып. 4/5, с. 105—271.
- Лебле Б. Б. Изменение численности копытных в Архангельской области под
влиянием рубок леса.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, 1959, вып. 13,
с. 74—79.
- Нечаева Н. Т. Влияние выпаса на пастбища Кара-Кумов как основа пастби-
щеоборота.— В кн.: Пустыни СССР и их освоение. М.—Л.: Изд-во АН
СССР, 1954, 2, с. 303—362.
- Никифоров Л. П., Гибет Л. А. Воздействие леса на возобновление сосны в
Карелии.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, 1959, вып. 13, с. 58—62.
- Падайга В. И. Основные факторы среды, определяющие плотность населения
диких копытных животных в лесных охотничьих угодьях.— В кн.: Охот-
ничье хозяйство в интенсивном комплексном лесном хозяйстве. Каунас—
Гирионис, 1975, с. 37—39.

- Перовский М. Д. К динамике запаса веточного корма лося.— В кн.: Охотничье хозяйство в интенсивном комплексном лесном хозяйстве. Каунас—Гирюнис, 1975, с. 108—111.
- Попов Ю. К. Значение лосей в лесных биогеоценозах Удмуртской АССР.— В кн.: Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975, с. 181/182.
- Саблина Т. Б. Копытные Беловежской Пуши.— Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова, 1955, вып. 15, с. 191.
- Салганский А. А. Лось и лес.— В кн.: Охотничье хозяйство в интенсивном комплексном лесном хозяйстве. Каунас—Гирюнис, 1975, с. 124—126.
- Семенов-Тянь-Шанский В. В. Лось на Кольском полуострове.— Тр. Лапландского гос. заповедника, 1948, вып. 2, с. 91—162.
- Слоним А. Д. Частная экологическая физиология млекопитающих. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962.
- Тимофеева Е. К. Лось (экология, распространение, хозяйственное значение). Л.: Изд-во ЛГУ, 1974.
- Толкач В. Н. Влияние копытных на естественное возобновление леса в основных формациях Беловежской Пуши.— В кн.: Охотничье хозяйство в интенсивном комплексном лесном хозяйстве. Каунас—Гирюнис, 1975, с. 74—76.
- Тыниссон Ю. Повреждение сосновых культур лосем в Пярнуском районе Эстонской ССР.— В кн.: Охотничье хозяйство в интенсивном комплексном лесном хозяйстве. Каунас—Гирюнис, 1975, с. 81/82.
- Червонный В. В. Об экологии, лесохозяйственном значении и промысле лося на Карельском перешейке.— В кн.: Экология и промысел лося. М.: Россельхозиздат, 1967, сб № 3, с. 177—187.
- Червонный В. В. Зимние кормовые ресурсы и питание лося в Европейской части РСФСР.— Тр. Окского гос. заповедника, 1975, вып. 11, с. 321—389.
- Юргенсон П. Б. Методы оценки кормовой продуктивности охотничьих угодий для копытных зверей в Северной Америке.— Бюл. научно-технич. информации ВНИЛМ, 1957, № 5, с. 42—47.
- Юргенсон П. Б. Плотность населения копытных животных и ее нормирование.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, 1959, вып. 13, с. 44—50.
- Юргенсон П. Б. Биологические основы охотничьего хозяйства в лесах. М.: Лесная промышленность, 1973, 174 с.
- Янушко П. А. Образ жизни крымских оленей и их влияние на лесовозобновление.— Тр. Крымск. гос. заповедника им. В. В. Куйбышева, 1957, № 4, с. 107—155.
- Aldous S. E. A deer browse survey method.— J. Mammal., 1944, 25, N 2, p. 130—136.
- Canfield R. H. Application of the line interception method in sampling range vegetation.— J. of Forest., 1941, 39, N 4, p. 388—394.
- Grodzinski W. The role of large Herbivore mammals in functioning of forest ecosystems.— A general model-34.— Pol. Ecol. Stud., 1975, 1, N 2, p. 5—15.
- Hoskins L. W., Dalke P. D. Winter browse on the Pocatello big game range in Sout heastern Idaho.— J. Wildlife Manag., 1955, 19, N 2.
- Joung V A., Payne G. F. Utilization of «key» browse species in relation to proper grazing practices in cutover western white pine lands in Northern Idaho.— J. Forest., 1948, 46, N 1, p. 35—40.
- Kaluzinski J., Bresinski W. The effect of the European hare and rol deed populations on the yields of cultivated plants.— Ecol. and Manag. Eur. Popul., 1976, p. 247—253.
- Kauter A. Ertragsermittlungen und betriebswirtschaftliche Untersuchungen in schweizerische Weidebetrieben.— Landw. Jahrb. Schweiz., 1941, 55, S. 63—94.
- McCulloch Ir. Utilization of winter browse of wilderness big game range.— J. Wildlife Manag., 19, N 2.
- Morow K., Szkody powodowane przez losie w gospodarstwie lesnym.— Sylwan., 1974, N 2, S. 38—43.
- Neils G., Adams L., Blair R. M. Management of whitetailed deer and ponderosa pine.— J. Forest., 1956, 54, N 4, p. 238—242.

- Peek J. M., Urich D. L., Mackie R. I.* Moose habitat selection and relation ships to forest management. in Northeastern Minnesota.— Wildlife Monogr., 1976, N 48, 65 p.
- Swintzenberg D. F., Nelson Th. C., Jenkins B. C.* Effect of deer browsing on quality of hardwood timber in Northern Michigan.— Forest. Sci., 1955, 1, N 1.
- Telfer E. S.* Forage yield and browse utilization on logged areas in New Brunswick.— Canad. J. Forest Res., 1972, 2, N 3, p. 346—350.
- Webb W. L., King R. T., Patric F. F.* Effect of white-tailed deer on a nature northern hardwood forest.— J. Forest., 1956, 54, N 6, p. 391—398.
- Wood J. G., Woodraffe K., Trumble H. C.* The use and misuse of shrubs and trees as fodder, South Australia.— Imp. Agr. Bur. Joint Public., 1947, 10, p. 25—29.
- Woodman H. E., Evans R. E., Eden A.* Sheep nutrution. II. Determinations of the amounts of gross consumed by sheep on pasturage of varying quality.— J. Agr. Sci., 1937, 27, p. 212—223.

ВОЗДЕЙСТВИЕ МАЛЫХ СУСЛИКОВ НА ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ПОЛУПУСТЫНЕ

Б. Д. Абатуров, М. В. Ракова, Т. А. Середнева

Институт эволюционной морфологии и экологии животных
им. А. Н. Сеченова АН СССР

Различные растительноядные животные, как дикие, так и домашние, используют в пищу значительный объем растительной массы и этим оказывают большое влияние на растительный покров, его состояние и продуктивность. В настоящее время имеется много данных, характеризующих такое воздействие (Шенников, Бологовская, 1927; Формозов, Воронов, 1939; Воронов, 1950, 1975; Формозов, Ходашова, Голов, 1954; Нечаева, 1954; Кучерук, 1963; Петрусевич, Гродзинский, 1973; Злотин, Ходашова, 1974, и др.). Тем не менее не совсем ясно, до какого уровня снижают урожай растительности отдельные виды и сообщества растительноядных животных, какими механизмами регулируется этот уровень и как реагирует сама растительность на ту или иную степень изъятия ее массы. Считается, например, что изъятие даже небольшой части живых тканей влечет за собой многократное уменьшение прироста растений. Вместе с тем имеются данные, противоречащие данному выводу. В предлагаемой работе излагаются материалы, характеризующие некоторые особенности взаимоотношений малых сусликов с растительностью полупустыни. Малый суслик (*Citellus pygmaeus* Pall.) является одним из основных потребителей растительности в полупустыне. Изучение его биогеоценотической роли имеет не только теоретический, но и практический интерес с точки зрения рационального использования пастбищ.

Работа выполнялась в 1971—1973 гг. на территории Северного Прикаспия (Джаныбекский стационар АН СССР, Уральская обл.), природные условия которой хорошо изучены (Роде, 1974). Данная территория представляет собой типичную полупустыню с комплексным почвенно-растительным покровом, в пределах которого распространены пустынные (чернополынные и чернополынно-прутняковые), полупустынные (ромашниковые и пустынно-житняковые) и степные (разнотравно-злаковые) ассоциации. Пустынные ассоциации занимают около 43% всей площади, полупустынные и степные — по 21%. Значительная доля (около 15%) приходится на так называемые падьи, где распространены также степные группировки. Соответственно этому в растительном покрове господствуют

следующие виды растений: в пустынных ассоциациях — черная полынь (*Artemisia pauciflora*) и прутняк (*Kochia prostrata*); в полупустынных — ромашник (*Tanacetum achilleifolium*) и житняк пустынный (*Agropyron desertorum*); в степных, в том числе и в падинах, — типчак (*Festuca sulcata*), ковыли (*Stipa capillata*, *St. Lessingiana*), житняк гребневидный (*Agropyron pectiniforme*), тонконог (*Koeleria gracilis*), люцерна степная (*Medicago romanica*), подмаренник (*Galium ruthenicum*), полынок (*Artemisia austriaca*), горец (*Polygonum patulum*) и другие виды. Кроме того, в большинстве ассоциаций обычны многие эфемеры, в частности перечник (*Lepidium perfoliatum*), бурачок пустынный (*Alyssum desertorum*), а также эфемеронды, особенно мятлик луковичный (*Poa bulbosa*).

Характер развития растительности на изучаемой территории определяется преимущественно запасами доступной влаги в почве, поэтому наиболее интенсивное нарастание фитомассы приходится на весенний и раннелетний периоды. Вегетация начинается обычно в конце марта — начале апреля. В первой половине мая заканчивают развитие эфемеры и эфемеронды, в конце мая — основные виды пустынных и полупустынных ассоциаций (черная полынь, ромашник, житняк пустынный) и несколько позднее — растения степных ассоциаций. Растения с глубокой корневой системой, достигающей капиллярной каймы (многолетние солянки, ковыль-тырса, люцерна степная и др.), вегетируют до осени. В целом же большинство растений, образующих основную растительную массу, заканчивают развитие в конце мая — начале июня. В отдельные годы с высоким увлажнением вегетация может продолжаться дольше (Гордеева, Ларин, 1965; Оловянникова, 1966).

Погодные условия в период исследования были неодинаковыми. В 1971 г. сумма осадков за гидрологический год¹ составила 230 мм и была близка к среднему многолетнему (274 мм) (Оловянникова, 1976). Однако весна оказалась холодной, с заморозками до 18 апреля. Хотя рост растений начался рано, но протекал в это время вяло, нарастание фитомассы было незначительным. «Вымораживание» влаги из почвы способствовало ее быстрому испарению и раннему иссушению почвы. Поэтому многие виды растений уже к 20 мая усохли, не закончив развития.

В 1972 г. в связи с ранней и теплой весной растительность начала вегетировать интенсивно. Однако из-за необычайной засушливости (152 мм осадков за гидрологический год) уже на ранних стадиях развития произошло ее катастрофическое усыхание (Оловянникова, 1976). Содержание влаги в почве в начале мая, по нашим данным, не превышало влажности завядания.

¹ Гидрологический год начинается с октября предыдущего года.

Погодные условия 1973 г. были благоприятными, сумма осадков составила 357 мм, что повлекло интенсивное нарастание фитомассы. Характерно, что доминирующие виды растений в связи с отмиранием в предыдущем засушливом году значительной их части были замещены «сорными» видами растений. В частности, особенно многочисленной оказалась дескурайния Софии (*Descurainia Sophia*), которая вместе с мятликом луковичным доминировала по всем ассоциациям.

Своеобразие вегетации растительности отразилось на состоянии популяции сусликов. Вялая вегетация весной 1971 г., раннее усыхание растительности в 1972 г. привели в эти годы к недостатку корма, прекращению размножения, отсутствию приплода у сусликов и их высокой смертности в период зимней спячки (Абатуров, Кузнецов, 1976а). По этой причине численность взрослых особей в 1973 г. была низкой, но уже в мае после появления молодых общая численность сусликов восстановилась.

Малый суслик — доминирующий среди млекопитающих обитатель полупустыни. Зверьки равномерно заселяют всю изучаемую территорию. Численность малых сусликов здесь достигает максимальной для данного вида плотности. В 1971—1973 гг. она изменялась в пределах 40—66 особей на 1 га (Абатуров, Кузнецов, 1976а). Годовой ритм жизни сусликов соответствует ритму развития растительного покрова. Пробуждение из спячки почти совпадает с началом развития растительности, размножение и накопление жировых запасов — с периодом наиболее интенсивной вегетации и созреванием семян — необходимым нажировочным кормом сусликов, залегание в спячку начинается в конце мая и в основном совпадает с окончанием вегетации массовых видов растений.

МЕТОДИКА

Исследования проводились на трех участках, различающихся между собой режимом хозяйственного использования и характером растительности: на участке с заповедным режимом, где выпаса скота практически не было в течение многих лет; на участке с нерегулярным выпасом небольшого стада домашних животных («слабый выпас») и на участке с постоянным в течение 9 месяцев ежегодным выпасом производственного стада овец («интенсивный выпас»). В последнем случае пастбищная нагрузка овец соответствовала изъятию ими за год около 70% продукции надземной фитомассы.

Изменение растительности под влиянием сусликов и домашнего скота изучалось путем ее сравнения на изолированных от животных и на доступных для них участках. Для этого огораживались проволокой и металлической сеткой площадки размером 1500—2000 м². Огораживание производилось таким образом,

что часть их была недоступна ни сусликам, ни домашним животным, а часть изолировалась только от скота. Это позволяло выделить три варианта опыта: без доступа и сусликов, и домашних животных; с доступом только сусликов, но без домашних животных; с доступом и сусликов, и домашних животных. Таким путем вычленялось по отдельности влияние сусликов и домашних животных. Ежегодно площадки закладывались на новом месте, благодаря чему обеспечивалось равенство условий перед началом опыта на огороженном и неогороженном участках. На старых площадках изучалось последствие изоляции. Каждый вариант опыта включал все ведущие ассоциации растительного покрова.

Учет продуцируемой надземной массы («урожая растительности») производился путем срезания побегов текущего года на учетных площадках размером 0,25 м². Побеги срезались до уровня поверхности почвы. На тех же площадках собирались и учитывались подземные луковички мятлика. Собранные растения разбирались по видам, высушивались до постоянного веса при 100° и взвешивались. Учеты проводились, как правило, в несколько сезонных сроков: в начале мая в период нарастания наибольшей массы у ранневесенних видов растений; в конце мая при окончании вегетации раннелетних видов; в конце июня и иногда в июле и августе при наибольшем урожае позднелетних видов. Исходная зеленая масса ранней весной в годы исследований отсутствовала или была очень мала, поэтому в этот период не учитывалась. По сумме урожаев всех указанных фенологических групп растений определялся годичный урожай надземной массы растений для каждого варианта опыта и по всем ассоциациям в отдельности. Укосные площадки в каждом случае закладывали в 9—16-кратной повторности, что обеспечивало в большинстве случаев достаточно высокую точность учета фито-массы (5—10%).

Численность сусликов определяли путем постоянных учетов в течение всего активного периода годового цикла их жизни. Учеты проводили путем полного вылова и мечения зверьков на площадках размером 0,25 га (Абатуров, Кузнецов, 1976а). Площадки закладывали по всей территории за исключением падин, где суслики не селятся. Выбранный размер площадок обеспечивал попадание на любой из них достаточно одинакового количества особей: в годы с высокой численностью (1971 г.) число учитываемых на каждой площадке взрослых зверьков колебалось в течение всего периода учетов от 12 до 19, в годы со средней (1972 г.) — от 9 до 14, с низкой (1973 г.) — от 1 до 5. В 1971 г. было заложено 6 таких площадей, в 1972—9, в 1973—59. Отлов сусликов на учетных площадках производился «донецкими» ловушками. Специфика учета заключалась в том, что вылавливались только те особи, которые в момент учета обитают на данной площади. Для этого ловушки ставились

поздним вечером (после ухода сусликов на ночь) во все норы в пределах учетной площади. Таким образом, утром вылавливались почти все особи, ночующие на данной территории. Тех особей, которым удавалось обойти ловушку, отлавливали капканами. Учет ловушками в весеннее время дополнялся учетом по норам-веснянкам на таких же площадках.

Интенсивность питания сусликов выясняли с помощью кормления в неволе, а также по данным содержимого желудков (Абатуров, Кузнецов, 1976б). Было установлено, что суслики потребляют в среднем 30 г корма в сутки (сухой вес).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Влияние сусликов на соотношение видов растений. Известно, что малые суслики используют в пищу большинство видов растений в местах их обитания. Состав предпочитаемых сусликами растений значительно изменяется в различных условиях, в разные годы и сезоны в зависимости от обилия вида и сроков его вегетации (Худяков и др., 1933; Формозов, Воронов, 1939; Мокеева, Схоль, 1958; Бутовский, 1960). В первую половину весны суслики кормятся преимущественно сочными зелеными частями растений, затем по мере созревания семян растений и подготовки зверьков к спячке в их питании начинают все более преобладать семенные кормы (Мокеева, Схоль, 1958; Бутовский, 1960). Сравнение урожая растительности на огороженных и неогороженных участках показало, что прирост поедаемых сусликами растений значительно снижается. При этом одни и те же виды растений в разных условиях потребляются животными по-разному, с чем связана неодинаковая величина снижения их урожая (Абатуров, Середнева, 1973). Так, в чернополынной ассоциации урожай черной полыни в 1972 г. на участке со слабым выпасом был снижен на 41% (10 г/м^2), тогда как на участке с интенсивным выпасом — значительно меньше: на 16% (4 г/м^2). Это различие связано с тем, что для «интенсивного выпаса» был характерен обильный в отличие от «слабого выпаса» урожай подземных луковичек мятлика, которые принимали на себя основную кормовую нагрузку сусликов. Их запас здесь был снижен сусликами на 64% (7 г/м^2). Неодинаковое использование одних и тех же видов растений в разных условиях характерно также и для других ассоциаций (табл. 1, 2, 3).

В целом наиболее интенсивно используются сусликами доминирующие виды растений: мятлик луковичный, черная полынь, типчак, тонконог, житняки и др. В отдельные периоды надземный годичный прирост некоторых растений используется сусликами полностью.

Снижение прироста поедаемых видов растений всегда сопровождается увеличением непоедаемых или мало поедаемых. Так, снижение урожая прутняка в чернополынно-прутняковой ассо-

Таблица 1

Изменение урожая растений под влиянием малых сусликов в 1971 г.
(участок со «слабым выпасом»)

Ассоциация и растение	Запас зеленой массы, г/м ² (сухой вес)	
	конец мая — начало июня	июль
Чернополынная	$65 \pm 1,1$ $47 \pm 1,1$	$48 \pm 1,1$ $35 \pm 1,1$
Ромашниковая	$92 \pm 7,5$ $80 \pm 4,0$	0 0
Житняковая	$103 \pm 5,7$ $96 \pm 14,8$	0 0
Житняково-ромашниковая	$94 \pm 13,8$ $68 \pm 6,0$	0 0
Разнотравно-келериево-типчаковая в западине	$109 \pm 11,5$ $92 \pm 4,1$	$94 \pm 6,4$ $88 \pm 5,2$
типчак	34 $\overline{37}$	15 $\overline{23}$
тонконог	27 $\overline{15}$	36 $\overline{17}$
остальные виды	47 $\overline{40}$	43 $\overline{48}$
Люцерново-типчаковая в падине	$234 \pm 15,6$ $179 \pm 10,0$	$158 \pm 1,6$ $149 \pm 8,6$
типчак	160 $\overline{102}$	51 $\overline{44}$
люцерна степная	38 $\overline{36}$	84 $\overline{74}$
остальные виды	36 $\overline{40}$	24 $\overline{31}$

Примечание. В числителе — данные учетов на изолированных от сусликов участках; в знаменателе — на доступных сусликам.

циации в 1972 г. (заповедный участок) на 6 г/м² сопровождалось увеличением на 8 г/м² черной полыни, очевидно, не используемой в пищу в данной ассоциации (табл. 2). В разнотравно-злаковых ассоциациях уменьшение надземной массы тонконога в 1971 г. на 19 г/м² вызвало увеличение типчака на 8 г/м² (табл. 1), а снижение прироста мятлика, житняка и других видов в 1973 г. на 75 г/м² («интенсивный выпас») и на 100 г/м² («слабый выпас») сопровождалось увеличением непоедавшихся или менее использовавшихся в этом году полынка, птичьей гречишки и подмаренника соответственно на 31 и 35 г/м² (табл. 3). Очевидно, в результате некоторого ослабления хорошо поедаемых видов малопоедаемые сразу

Таблица 2

Изменение урожая растений под влиянием малых сусликов в 1972 г.

Ассоциации и растение	Урожай, г/м ² (сухой вес)		
	заповедный участок	«слабый выпас»	«интенсивный выпас»
Чернопослынные и чернопослынно-прутняковые			
	$\frac{31 \pm 7,1}{34 \pm 5,1}$	$\frac{25 \pm 1,8}{14 \pm 0,2}$	$\frac{39 \pm 2,4}{29 \pm 1,8}$
Черная полынь	$\frac{5}{14}$	$\frac{24}{14}$	$\frac{26}{22}$
Прутняк	$\frac{26}{20}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$
Эфемеры и мятлик луковичный			
надземная часть	$\frac{0}{0}$	$\frac{1,2}{0}$	$\frac{2}{3}$
подземные луковички	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{11}{4}$
Пустынножитняково-ромашниковые			
	$\frac{46 \pm 6,0}{38 \pm 3,2}$	$\frac{46 \pm 3,5}{36 \pm 3,0}$	$\frac{73 \pm 4,4}{52 \pm 4,1}$
Ромашник	—	$\frac{37}{25}$	—
Житняк пустынный	—	$\frac{9}{11}$	$\frac{54}{41}$
Мятлик луковичный			
надземная часть	—	$\frac{0}{0}$	$\frac{4}{1}$
подземные луковицы	—	$\frac{0}{0}$	$\frac{15}{10}$
Разнотравно-злаковые в западинах			
	$\frac{96 \pm 9,7}{60 \pm 10,0}$	$\frac{67 \pm 3,2}{40 \pm 3,8}$	$\frac{83 \pm 5,2}{53 \pm 3,8}$
Типчак	$\frac{73}{51}$	$\frac{22}{23}$	$\frac{36}{13}$
Житняк гребневидный	$\frac{10}{4}$	$\frac{11}{10}$	$\frac{19}{22}$
Тонконог	—	$\frac{4}{2}$	$\frac{3}{1}$
Подмаренник	—	$\frac{17}{4}$	—
Мятлик луковичный (подземные луковички)	—	—	$\frac{14 \pm 1,3}{10 \pm 1,5}$
Остальные виды	$\frac{13}{5}$	$\frac{12}{2}$	$\frac{11}{7}$

Примечания. В числителе — данные учетов на изолированных от сусликов участках; в знаменателе — на участках со свободным доступом сусликов. Прочерк в графах означает, что данный вид не вычленялся в таблице из урожая всех растений ассоциации.

Таблица 3
Изменение урожая растений под влиянием малых сусликов в 1973 г.

Асссциации и растения	Урожай, г/м ² (сухой вес)			
	«слабый выпас»		«интенсивный выпас»	
	май	июль	май	июль
Чернополынные				
	$\frac{45 \pm 10,6}{49 \pm 6,0}$	$\frac{42 \pm 1,2}{40 \pm 6,7}$	$\frac{72 \pm 9,6}{60 \pm 2,8}$	$\frac{60 \pm 4,6}{41 \pm 3,7}$
Черная полынь	$\frac{20}{18}$	$\frac{25}{25}$	$\frac{32}{24}$	$\frac{21}{19}$
Мятлик луковичный	$\frac{10}{18}$	$\frac{4}{3}$	$\frac{20}{8}$	$\frac{12}{4}$
надземная часть				
подземные луковицы	$\frac{2}{3}$	$\frac{5}{7}$	$\frac{4}{4}$	$\frac{14}{7}$
Эфемеры	$\frac{13}{6}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{16}{24}$	$\frac{13}{11}$
Остальные виды	$\frac{0}{4}$	$\frac{8}{5}$	—	—
Пустынножитняково-ромашниковые				
	$\frac{154 \pm 13,6}{170 \pm 10,6}$	—	$\frac{154 \pm 10,0}{160 \pm 8,4}$	$\frac{101 \pm 5,7}{79 \pm 8,2}$
Ромашник	$\frac{38}{44}$	—	$\frac{29}{39}$	$\frac{22}{13}$
Житняк пустынный	—	—	$\frac{5}{2}$	$\frac{4}{5}$
Мятлик луковичный	$\frac{83}{81}$	—	$\frac{82}{85}$	$\frac{32}{29}$
надземная часть				
подземные луковицы	$\frac{7}{13}$	—	$\frac{18}{26}$	$\frac{24}{25}$
Эфемеры	$\frac{12}{6}$	—	$\frac{8}{7}$	$\frac{13}{1}$
Остальные виды	$\frac{14}{26}$	—	$\frac{12}{5}$	$\frac{6}{6}$
Разнотравно-злаковые в западинах				
	$\frac{312 \pm 19,7}{260 \pm 17,0}$	$\frac{246 \pm 20,7}{178 \pm 3,4}$	$\frac{382 \pm 30,3}{374 \pm 27,1}$	$\frac{220 \pm 8,0}{176 \pm 13,5}$
Мятлик луковичный	$\frac{80}{61}$	$\frac{62}{26}$	$\frac{320}{293}$	$\frac{83}{30}$
надземная часть				
подземные луковицы	$\frac{34}{28}$	$\frac{27}{16}$	$\frac{51}{60}$	$\frac{32}{20}$
Житняк гребневидный	$\frac{127}{62}$	$\frac{72}{41}$	—	—

Таблица 3 (окончание)

Ассоциации и растения	Урожай, г/м ² (сухой в с)			
	«слабый выпас»		«интенсивный выпас»	
	май	июль	май	июль
Полынок	—	—	—	$\frac{39}{53}$
Гречишка	—	—	—	$\frac{30}{47}$
Подмаренник	$\frac{29}{57}$	$\frac{19}{54}$	—	—
Остальные виды	$\frac{42}{52}$	$\frac{66}{41}$	$\frac{11}{21}$	$\frac{36}{26}$

Примечание. См. в табл. 1.

увеличивают свой рост и получают некоторое преимущество в растительном покрове.

Из сказанного видно, что снижение прироста хорошо поедаемых растений происходит не только за счет непосредственного изъятия сусликами их массы, но и в результате ухудшения роста. Такое снижение всегда сопровождается увеличением прироста остальных растений. Исходя из этого, следует подчеркнуть, что по изменению массы только потребляемых в пищу растений еще нельзя судить о размерах общего изъятия сусликами растительности и об изменении продуктивности растительного покрова в целом. Очевидно, для этого необходимо знать величину изменения урожая растительности всей ассоциации как целого, поскольку в ней отражается и величина снижения сусликами массы поедаемых растений, и увеличения непоедаемых. Характерно, что увеличение урожая неповреждаемых растений в полупустыне с напряженным водным балансом не может обеспечить полной компенсации съеденной сусликами фитомассы, на образование которой уже была израсходована часть общего запаса влаги. В этих условиях нарастание массы растений почти целиком определяется запасами продуктивной влаги в почве.

Влияние сусликов на урожай растительности. Как показано выше, для оценки изменения урожая растительности под влиянием сусликов необходимо знать прирост надземной массы растений всей ассоциации в целом. Последний определялся нами по сумме годовичных приростов всех групп растений.

Значительные трудности были связаны с разделением тех величин уменьшения растительной массы, которые вызваны влиянием сусликов и ее естественным отпадом (усыханием). Процент снижения, вызванный последним, устанавливали на

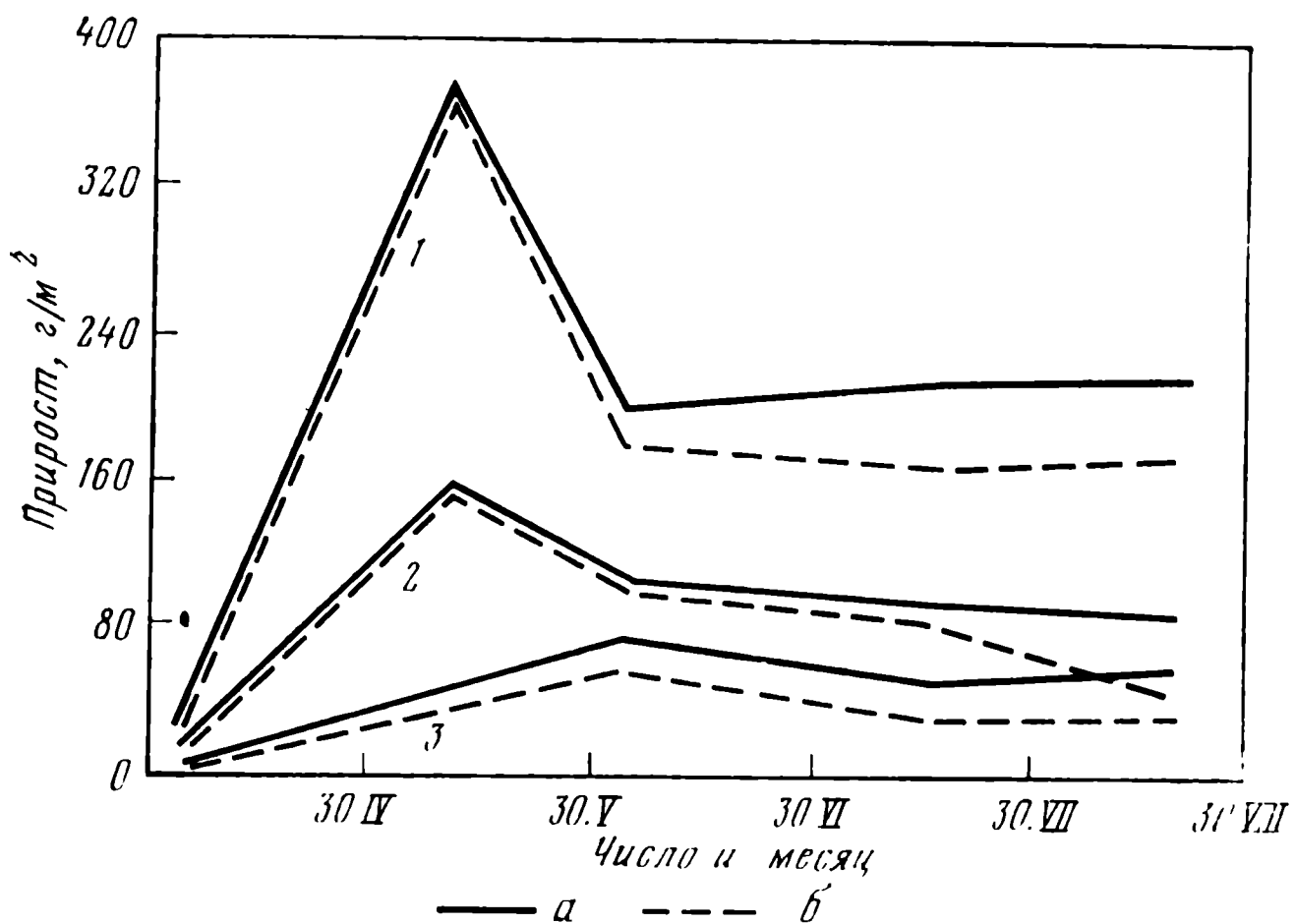
огороженных участках (где сусликов не было) по разнице между фитомассой двух сроков учета. Этот процент относили и к растительности на неогороженных участках, что позволяло вычленивать массу, отчужденную сусликами.

Изучение динамики прироста надземной фитомассы показало, что в 1973 г. максимум его в разнотравно-злаковой и пустынножитняково-ромашниковой ассоциациях пришелся на начало мая, после чего произошло резкое сокращение (см. рисунок). Максимум был почти полностью связан с обильной вегетацией мятлика луковичного, который абсолютно господствовал в данных ассоциациях, а резкое снижение обязано осыпанию его созревших «семян»¹, масса которых в растительности разнотравно-злаковых ассоциаций составила почти треть общего прироста ($124 \pm 14,4$ г/м²). В дальнейшем до середины августа запас растительности на изолированных от млекопитающих участках оставался почти без изменения или же незначительно увеличивался в результате развития поздно вегетирующих видов в разнотравно-злаковой ассоциации. В чернополынной ассоциации, где участие мятлика было невелико, максимум фитомассы пришелся на более поздний срок (конец мая — начало июня). В дальнейшем ее некоторое снижение сменилось очень незначительным увеличением в результате прошедших в июле дождей (рисунок).

Сравнение динамики урожая растительности на используемых сусликами и нетронутых ими участках показало, что в первый период вегетации (апрель) влияние сусликов было ощутимым лишь в чернополынной ассоциации, в которой расположены большинство гнездовых нор сусликов. По данным визуальных наблюдений (Г. В. Кузнецов), суслики в это время кормились преимущественно лишь в пределах этой ассоциации. В дальнейшем воздействие сусликов распространилось и на остальные ассоциации, что выразилось в заметном снижении фитомассы на потравленных сусликами участках по сравнению с изолированными (рисунок).

В целом за весь летний период в годы исследований суслики снижали урожай растительности в чернополынной ассоциации ежегодно на 1—2 ц/га, что составляло 26—28% от урожая (табл. 4, 5). Лишь в 1972 г., отличившемся крайне низким урожаем, эта величина на «слабом выпасе» составила 44%. В пустынножитняково-ромашниковой ассоциации урожай растительности был снижен также на 1—2 ц/га, что в годы с высоким урожаем (1971 и 1973) составило 13—16%, а с низким (1972) — 22—29%. Наибольшее снижение характерно для разнотравно-злаковой ассоциации, где в 1973 г. суслики уменьшили урожай растительности на 6—9 ц/га (13—27%), а в 1972 г. — на 3—4 ц/га (36—56%). В целом на всей территории суслики

¹ Семенами мятлика здесь и далее условно называем его воздушные луковички.



Динамика прироста надземной фитомассы в разнотравнозлаковой (1), пустынножитняково-ромашниковой (2) и чернополынной ассоциациях (3) в 1973 г. *а* — прирост на изолированном участке; *б* — прирост на участке со свободным доступом сусликов

снижали урожай растительности в разные годы на 1,8—3,1 ц/га, что составило в 1972 г. 31—36%, в 1971—21%, в 1973 — 14—16% (табл. 4, 5).

Характерно, что в 1972 г., несмотря на явный недостаток корма, выразившийся в плохом состоянии сусликов, в отсутствии размножения и гибели значительной части популяции (75%) в период зимней спячки, суслики не смогли использовать запасы корма выше указанной величины. Очевидно, 31—36% для всей территории в целом и 56% для отдельных ассоциаций следует считать предельными величинами использования запасов растительности. Прекращение дальнейшего использования растительности обусловлено, вероятно, тем, что при уменьшении ее запаса количество собранного корма уменьшается настолько, что уже не может удовлетворить их потребности (Абатуров, 1975). По-видимому, указанные величины использования корма являются тем пределом, при котором оставшийся запас не обеспечивает сусликам полноценного питания. Суслики вынуждены залегать в спячку, не накопив необходимого количества жира.

Таким образом, суслики заметно снижают урожай растительности, при этом в годы обильных урожаев процент снижения бывает меньше, при низком урожае — возрастает. Характерно, что в условиях интенсивного выпаса овец суслики совместно с овцами снизили урожай растительности за летний пе-

Таблица 4

**Снижение малыми сусликами урожая растительности в полупустыне
в условиях «слабого» выпаса**

Ассоциация	Заи- маемая ассо- циаци- ей пло- щадь, %	1971 г.		1972 г.		1973 г.	
		Урожай расти- тельности, ц/га (сухой вес)	Сниже- ние урожая	Урожай расти- тельности, ц/га (сухой вес)	Сниже- ние урожая	Урожай расти- тельности, ц/га (сухой вес)	Сниже- ние урожая
Чернополынная	43	6,5 <u>4,7</u>	1,8 <u>28</u>	2,5 <u>1,4</u>	1,1 <u>44</u>	5,3 <u>5,3</u>	0 <u>0</u>
Пустынножитняково-ромаш- никовые	21	9,6 <u>8,1</u>	1,5 <u>16</u>	4,6 <u>3,6</u>	1,0 <u>22</u>	15,4 <u>15,4</u>	0 <u>0</u>
Разнотравно-злаковые в запа- динах	21	11,7 <u>10,2</u>	1,5 <u>13</u>	6,7 <u>3,1</u>	3,6 <u>56</u>	33,6 <u>24,5</u>	9,1 <u>27</u>
Люцерново-топчаковая в па- дине	15	28,0 <u>21,6</u>	6,4 <u>23</u>	10,6 <u>9,1</u>	1,5 <u>14</u>	18,9 <u>17,0</u>	1,9 <u>10</u>
Всего (средневзвешенное)	100	11,5 <u>9,1</u>	2,4 <u>21</u>	5,0 <u>3,2</u>	1,8 <u>36</u>	15,4 <u>13,2</u>	2,2 <u>14</u>

Примечание. В графе «урожай растительности» в числителе — данные учетов на изолированных участках; в знаменателе — на участках со свободным доступом сусликов. В графе «снижение урожая» в числителе — ц/га; в знаменателе — % к урожаю на изолированном участке.

Таблица 5

**Снижение малыми сусликами и овцами урожая растительности
в полупустыне в условиях «интенсивного» выпаса**

Ассоциация	Зани- маемая ассо- циаци- ей пло- щадь, %	1972 г.			1973 г.		
		Урожай расти- тельности, ц/га (сухой вес)	Снижение урожая		Урожай расти- тельности, ц/га (сухой вес)	Снижение урожая	
			сусли- ками	сусли- ками и ов- цами		сусли- ками	сусли- ками и ов- цами
Чернополынная	50	3,9 <u>2,9</u>	1,0 <u>26</u>	1,5 <u>38</u>	7,2 <u>5,1</u>	2,1 <u>29</u>	2,1 <u>29</u>
Пустынножитняково-ромаш- никовая	25	7,3 <u>5,2</u>	2,1 <u>29</u>	3,7 <u>51</u>	15,4 <u>13,4</u>	2,0 <u>13</u>	4,0 <u>26</u>
Разнотравно-злаковая	25	8,3 <u>5,3</u>	3,0 <u>36</u>	5,9 <u>71</u>	47,6 <u>41,5</u>	6,1 <u>13</u>	30,3 <u>70</u>
Всего (средневзвешенное)	100	5,9 <u>4,1</u>	1,8 <u>31</u>	3,2 <u>54</u>	19,4 <u>16,3</u>	3,1 <u>16</u>	9,6 <u>52</u>

Примечание. См. табл. 3.

Таблица 6

Количество кормовых остатков в июле-августе 1973 г.

Ассоциация	Кормовые остатки, кг/га	
	суслики	суслики и овцы
Чернополынная	70 ± 12	92 ± 17
Пустынножитняково-ромашниковая	110 ± 16	170 ± 20
Разнотравно-злаковая	250 ± 24	310 ± 22
Всего (средневзвешенное)	120 ± 31	166 ± 34

риод 1972 г. на 54%, при этом доля сусликов была больше, чем доля овец (табл. 5).

Указанное снижение сусликами урожая растительности обусловлено не только непосредственным потреблением ее в пищу, но и образованием большого количества кормовых остатков. Так, на участке со слабым выпасом в 1972 г. было учтено около 50 кг/га кормовых остатков, тогда как непосредственно съеденная сусликами масса растительности, рассчитанная из данных по суточной норме пищи, численности сусликов и длительности периода годовой активности, составила 79 кг/га. Таким образом, общее изъятие растительной массы составило около 130 кг/га, что мало отличается от уровня снижения урожая, полученного по разнице между запасами растительности на огороженных и неогороженных участках (табл. 4).

Как известно, кормовые остатки образуются в результате неполного использования скусанных растений в пищу. В частности, суслики выедают у таких растений семена, наиболее сочные влагилищные части злаков, луковички мятлика и т. д. Остальная же часть растения поступает в опад в виде кормовых остатков (Формозов, Воронов, 1939). Интересно, что особенно много кормовых остатков бывает в годы с обильным урожаем. Так, в 1973 г., отличавшемся особенно высоким урожаем мятлика луковичного и дескурайнии, суслики подгрызали целиком эти растения, но съедали только семена. Однократный учет кормовых остатков в июле-августе показал, что в разных ассоциациях они составили 70—250 кг/га, а в среднем на всю территорию — 120 кг/га (табл. 6).

Таким образом, снижение сусликами урожая растительности имеет предел, который обычно не превышает 36% при расчете на всю территорию и 56% для отдельных ассоциаций. Остается выяснить, сказывается ли отчуждение такой фитомассы на продуктивности растительного покрова; в частности, уменьшается ли текущий прирост растительности и меняется ли ее продуктивность в последующие годы.

Прирост растений текущего года включает в себя не только массу, находящуюся на корню, но и изъятую животными, в ча-

стности сусликами. Как показано выше, текущий прирост растений, поедаемых сусликами в наибольшей степени, заметно снижается, но зато увеличивается менее поедаемых. В целом же общий прирост растительности всей ассоциации, включая сюда изъятую сусликами массу, очевидно, не изменяется: разница между урожаем растительности на потравленных сусликами участках и не тронутых ими, как показано выше, почти полностью покрывается величиной ее изъятия сусликами. Такой вывод в какой-то степени подтверждается также и экспериментами по срезанию растений, имитирующему стравливание животными (Каменецкая, Гордеева, Ларин, 1955; Гордеева, Ларин, 1965). Эксперимент заключался в том, что во всех ассоциациях многократно в течение всего периода вегетации, начиная с ранних стадий (кущение злаков), срезалась вся растительность на высоте 3—4 см, что соответствует, по словам авторов, удалению приблизительно 70% всей надземной фитомассы. Несмотря на столь значительный размер изъятия, текущий прирост растений (включая и срезанную массу) в первый год оказался не ниже, чем у неповреждаемой растительности. И лишь в последующие годы в некоторых ассоциациях произошло снижение (в среднем за 3 года для всех ассоциаций с 12,0 до 8,6 ц/га, т. е. на 28%). Очевидно, указанный размер отчуждения несколько превышает допустимый уровень. Необходимо учитывать, что в природе такой размер изъятия живых тканей обычно не наблюдается. Например, совместное изъятие растительной массы сусликами и овцами даже в год сильной засухи (1972) достигло за весь вегетационный период 71%, но и то значительная часть изъятной массы пришлась на период окончания вегетации, когда потреблялись уже отмершие части растений.

Таким образом, даже предельное изъятие растительной массы, на которое способны суслики, не может снизить текущий прирост и продуктивность растительного покрова.

Для суждения о влиянии изъятия растительной массы на продуктивность растительного покрова в последующие годы мы сравнивали урожай растительности на участках с однолетней и двухлетней изоляцией. Первый участок в предыдущем (1972) году подвергался сильному воздействию овец и сусликов, в результате которого лишь за летний период в разнотравно-злаковой ассоциации было изъято 71% урожая (табл. 5)¹, в то же время на другом участке растительность в предыдущем году благодаря изоляции почти не стравливалась. Сравнение показало, что урожай растительности в том и другом случае оказался практически одинаковым (табл. 7). Некоторые раз-

¹ Выпас овец продолжался также в течение осеннего и зимнего периода, поэтому стравливание растительности к началу изоляции достигало гораздо больших величин.

Таблица 7

Годичный урожай надземной массы растительности при однолетней и двухлетней изоляции в 1973 г. (ц/га)

Ассоциация и вид растений	Однолетняя изоляция		Двухлетняя изоляция	
	май	июнь	май	июнь
Чернополынная				
Черная полынь	$4,1 \pm 0,67$	$6,7 \pm 0,76$	$6,5 \pm 1,13$	$4,8 \pm 0,59$
Мятлик луковичный	1,7	3,2	1,6	1,1
Эфемеры	1,5	1,9	3,8	2,5
	0,8	1,6	1,1	1,2
Разнотравно-злаковая				
Мятлик луковичный	$33,1 \pm 2,18$	$16,4 \pm 0,85$	$34,8 \pm 1,44$	$19,6 \pm 1,18$
Житняк гребневидный	32,0	11,3	34,7	11,3
Полынок	—	0,5	—	5,4
Остальные виды	—	0,9	—	2,1
	1,1	3,7	0,1	0,6

личия были вызваны лишь разными сроками достижения растительностью максимума прироста. Таким образом, стравливание не оказывало заметного влияния на продуктивность растительности и в последующем году. Этот вывод подтверждается также и данными сравнения урожая растительности на заповедном участке и участках, подвергающихся выпасу стада овец (табл. 8). При этом в расчет принимался урожай изолированных от животных площадей. Оказалось, что урожай растительности на всех сравниваемых участках был также практически одинаков. Лишь в условиях интенсивного выпаса наблюдалось его некоторое увеличение. Последнее, очевидно, произошло за счет мятлика луковичного, которого здесь было заметно больше, чем на других участках. Очевидно, благодаря ранней и интенсивной вегетации, которая характерна для мятлика, обеспечивается более продуктивный расход влаги из верхнего (0—20 см) слоя почвы. При отсутствии мятлика эта влага, вероятно, теряется на физическое испарение.

Таким образом, изложенные данные позволяют заключить, что изъятие животными, в том числе сусликами, растительной массы в указанных выше размерах (табл. 4) в условиях полупустыни не оказывает заметного влияния на урожай ни в текущем году, ни в последующие 1—2 года. Продуктивность растительности в данных условиях прежде всего определяется запасами в почве продуктивной влаги (Гордеева, Ларин, 1965; Оловянникова, 1966) и, очевидно, не зависит от животных при указанных величинах их влияния.

Интересно, что влияние стравливания часто оказывается благотворным для некоторых растений. Так, трехлетняя изоляция люцерны степной от сусликов привела к увеличению чис-

Таблица 8

Годичный урожай надземной массы растительности при полной изоляции от млекопитающих на участках с разным режимом использования (1972 г., ц/га)

Ассоциация	«Интенсивный выпас»	«Слабый выпас»	Заповедный участок
Чернополынная	$3,9 \pm 0,24$	$2,5 \pm 0,18$	$3,3 \pm 0,71$
Пустынножитняково-ромашниковая	$7,3 \pm 0,44$	$4,6 \pm 0,35$	$4,6 \pm 0,60$
Разнотравно-злаковая	$8,3 \pm 0,52$	$6,7 \pm 0,32$	$9,6 \pm 0,97$
Всего (средневзвешенное)	$5,9 \pm 0,71$	$4,1 \pm 0,51$	$5,2 \pm 1,33$

ла экземпляров растений, но и одновременно к значительному ухудшению биологического состояния и всех показателей их семенной продуктивности. В частности, увеличилось число сухих и отмирающих побегов, уменьшился размер растений, снизилось количество и качество семян. Последнее выразилось в том, что стало больше неполноценных семян (нежизнеспособных и мягких, быстро прорастающих или сгнивающих), уменьшилось количество твердых семян, за счет которых создаются запасы семян в почве. Очевидно, все это является следствием увеличения густоты растений и ухудшением в результате этого их обеспеченности влагой. Суслики, по-видимому, препятствуют данному процессу, разреживая растительность и тем самым улучшая влагообеспеченность отдельных особей растений.

Изложенные данные позволяют заключить, что малые суслики используют запасы своего корма лишь до определенного уровня. В условиях полупустыни Северного Прикаспия суслики изымают в разные годы 14—36% урожая растительности всей территории и 13—56% в отдельных ассоциациях. Сюда помимо непосредственно съеденных сусликами частей растений входят и кормовые остатки, вес которых иногда превышает съеденную массу. Изъятие указанной массы растительности не снижает общей продуктивности растительного покрова. Под воздействием сусликов несколько изменяется соотношение массы отдельных видов растений: снижается продуктивность более предпочитаемых сусликами растений, но зато увеличивается продуктивность менее поедаемых, что частично компенсирует снижение прироста первых. Об изменении продуктивности растительного покрова следует судить не по поедаемым растениям, а по урожаю растительности всей ассоциации в целом. При этом необходимо учитывать и изъятую животными растительную массу, которая составляет значительную часть общей продукции растений.

Л и т е р а т у р а

- Абатуров Б. Д. О механизмах естественной регуляции взаимоотношений растительноядных млекопитающих и растительности.— Зоол. журн., 1975, 54, вып. 5, с. 741—751.
- Абатуров Б. Д., Середнева Т. А. Роль малого суслика в формировании биологической продукции в полупустыне.— Экология, 1973, № 6, с. 66—69.
- Абатуров Б. Д., Кузнецов Г. В. Формирование вторичной продукции малыми сусликами.— Зоол. журн., 1976а, 55, вып. 10, с. 1526—1537.
- Абатуров Б. Д., Кузнецов Г. В. Изучение интенсивности потребления пищи грызунами.— Зоол. журн., 1976б, 55, вып. 1, с. 122—127.
- Бутовский П. М. Сезонные изменения в питании малого суслика и характер его распределения в западном Казахстане.— Тр. Ин-та зоологии АН КазССР, 1960, 13, с. 18—36.
- Воронов А. Г. Влияние животных на почвы и растительность степной зоны.— В кн.: Животный мир СССР. М.; Л., 1950, 3, с. 527—538.
- Воронов А. Г. Роль млекопитающих в жизни биоценозов суши.— Бюл. МОИП. Сер. биол., 1975, 80, вып. 1, 80, с. 91—105.
- Гордеева Т. К., Ларин И. В. Естественная растительность полупустыни Прикаспия как кормовая база животноводства. М.; Л.: Наука, 1965.
- Злотин Р. И., Ходашова К. С. Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М.: Наука, 1974.
- Каменецкая И. В., Гордеева Т. К., Ларин И. В. Структура и динамика естественной растительности в районе Джаныбекского стационара.— Тр. Ин-та леса АН СССР. М., 1955, 25, с. 175—211.
- Кучерук В. В. Воздействие травоядных млекопитающих на продуктивность травостоя степи и их значение в образовании органической части степных почв.— В кн.: Биология, биогеография и систематика млекопитающих СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 157—193.
- Мокеева Т. М., Схоль Е. Д. Особенности питания малого суслика на Украине и в Западном Казахстане.— Тр. ВНИИЗР. Л., 1958, 12, с. 51—73.
- Нечаева Н. Т. Влияние выпаса на пастбища Кара-Кумов как основа пастбищеоборота.— В кн.: Пустыни СССР и их освоение, М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1954, т. 2, с. 303—362.
- Оловянная И. Н. Водный режим растительности солонцового комплекса Прикаспия и условия лесоразведения.— В кн.: Искусственные насаждения и их водный режим в зоне каштановых почв. М.: Наука, 1966, с. 186—314.
- Оловянная И. Н. Влияние лесных колков на солончаковые солонцы. М.: Наука, 1976.
- Петрусевиц К., Гродзинский В. Значение растительноядных животных в экосистемах.— Экология, 1973, № 6, с. 5—17.
- Роде А. А. (ред.) Биогеоценотические основы освоения полупустыни Северного Прикаспия. М.: Наука, 1974.
- Формозов А. Н., Воронов А. Г. Деятельность грызунов на пастбищных и сенокосных угодьях Западного Казахстана и ее хозяйственное значение.— Уч. зап. Моск. ун-та. Сер. зоология, 1939, вып. 20, с. 3—12.
- Формозов А. Н., Ходашова К. С., Голов Б. А. Влияние грызунов на растительность пастбищ и сенокосов глинистых полупустынь междуречья Волга—Урал.— В кн.: Вопросы улучшения кормовой базы в степной, полупустынной и пустынной зонах СССР. М.; Л. Изд-во АН СССР, 1954, с. 331—340.
- Худяков И. И., Фурсаев А. Д., Костина А. И., Михайлова Е. А. О питании сусликов в естественных условиях Западного Казахстана.— Вестн. микробиологии, эпидемиологии и паразитологии, 1933, 12, № 1, с. 63—74.
- Шенников В. А., Бологовская Р. П. Введение в геоботаническое обоснование организации пастбищ на севере. Вологда, 1927, с. 1—122.

ВОЗДЕЙСТВИЕ СТЕПНЫХ СУРКОВ НА ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В СТЕПЯХ УКРАИНЫ

Т. А. Середнева, Б. Д. Абапуров

Институт эволюционной морфологии и экологии животных
им. А. Н. Северцова АН СССР

Воздействие сурков на растительный покров проявляется в различных формах: в непосредственном изъятии потребляемой в пищу растительной массы, в косвенном изменении растительности в результате роющей деятельности, удобрения почвы экскрементами и т. д. Косвенные формы в настоящее время относительно хорошо изучены (Андрушко, 1939; Крупенников, Степаницкая, 1943; Кучерук, 1963; Зубкова, Трулевич, Урушадзе, 1967; Зими́на, Погодина, Урушадзе, 1970). Менее ясен вопрос о влиянии непосредственного объедания растений. В предлагаемой работе излагаются материалы исследования прямого (трофического) воздействия степных сурков (*Marmota bobac*) на состояние и продуктивность растительности в степях Украины.

Исследования проведены в 1974—1975 гг. на территории заповедника «Стрельцовская степь» и его окрестностей (Ворошиловградская обл.), которая расположена на южной окраине Среднерусской возвышенности и отличается резко выраженным эрозионным характером рельефа. Коренные породы образованы известняками мелового возраста (Карандеева, 1957). Климат района умеренно континентальный со средним количеством осадков 462 мм в год. Погодные условия в годы исследований резко различались. В 1974 г. весна была холодной и затяжной, с обильными осадками, лето — теплым и умеренно дождливым. Годовое количество осадков превысило норму и достигло 534 мм в год. В 1975 г. весна была дружной, необычно теплой и сухой, лето — жарким и засушливым. Осадков выпало значительно меньше нормы (313 мм в год).

По характеру растительного покрова район относится к разнотравно-дерновиннозлаковым степям (Лавренко, 1954). Видовой состав растительности меняется в зависимости от режима использования территории. Так, в условиях абсолютного заповедного режима преобладают следующие виды растений: караганник кустарниковый (*Caragana frutex*), пырей ползучий (*Elytrigia repens*), костер береговой (*Zerna giraria*), барвинок травянистый (*Vinca herbacea*), хатма тюренгенская (*Lavatera thuringi*), порезник промежуточный (*Libanotis intermedia*) и некоторые другие. Более богат видовой состав на периодический

выкашиваемых участках заповедника. Здесь доминируют типично степные виды злаков и разнотравья: типчак (*Festuca sulcata*), несколько видов ковылей (*Stipa capillata*, *S. Zaleski*, *S. Lessingiana*, *S. longifolia*, *S. pulcherrima*, *S. dasiphilla*, *S. ucrainica*), костер береговой, тонконог (*Koeleria cristata*), шалфей поникающий (*Salvia nutans*), адонис волжский (*Adonis wolgensis*), коровяк фиолетовый (*Verbascum phoeniceum*), подорожник степной (*Plantago stepposa*), горичник русский (*Peucedanum ruthenicum*), скабиоза желтая (*Scabiosa ochroleuca*) и некоторые другие (Доброчаева, 1956; Осычнюк, Билык, 1969). На участках с умеренным выпасом скота в травостое заметно увеличивается доля злаков (типчака, костра берегового, тонконога), а видовое разнообразие разнотравья снижается. На участках с интенсивным выпасом скота преимущество получают виды, хорошо выносящие стравливание и вытаптывание (типчак, костер береговой, мятлик луковичный *Poa bulbosa* и др.), тогда как некоторые типично степные виды растений выпадают из травостоя (ковыли, отдельные представители разнотравья).

Своеобразные растительные группировки слагаются на сурчинах. Для них характерны прежде всего кальцефильные виды растений, в частности житняк гребневидный (*Agropyron rectipiforme*), ковыль Лессинга, прутняк простертый (*Kochia prostrata*), наголоватка многоцветковая (*Jurinea multiflora*). Кроме того, на сурчинах встречаются сорные растения — нитрофилы, например белена черная (*Hyoscyamus niger*), марь красная (*Chenopodium rubrum*), чертополох колючий (*Carduus acanthoides*).

В годы исследований ритм развития растений несколько различался. В 1974 г. из-за холодной и затяжной весны вегетация в апреле протекала вяло, и в дальнейшем темп развития растений несколько отставал от обычного. Максимальное развитие фитомассы наблюдалось лишь в конце июня. Однако благодаря значительному количеству летних осадков продукция растительности была высокой. В 1975 г. весна была теплой и по этой причине растительность достигла наибольшего развития уже в конце второй декады мая. Однако из-за недостатка влаги продукция растительности была низкой.

Целинные участки повсеместно заселены степным сурком. Исключение представляет лишь участок с абсолютно заповедным режимом, где сурки избегают селиться. Плотность населения сурков на изучаемой территории достигает 5—6 особей на 1 га (Середнева, Незговор, 1977а, б).

Для исследований были выбраны три участка, различающиеся режимом хозяйственного использования: заповедный с периодическим (раз в три года) сенокошением; пастбищный с умеренным выпасом скота (постоянный выпас с мая по октябрь 30 коров и 15 телят на площади 36 га); пастбищный с интен-

сивным выпасом скота (300 бычков на площади 90 га с мая по октябрь).

Воздействие сурков на урожай растительности изучали путем его одновременного сравнения на изолированных от сурков и на доступных им площадях. Для этого в пределах кормовой площади сурков огораживали участок размером от 100 до 225 м². Кроме того, отдельно для защиты от скота огораживали участок 600 м². Таким образом, сравнивалась растительность на следующих участках: без доступа млекопитающих (сурков и домашних животных); с доступом только сурков; с доступом и сурков, и скота. Все сравниваемые участки подбирались таким образом, чтобы на них находилась одна гнездовая нора, в которой на доступных суркам участках обитала семья сурков (5—7 особей).

Учет растительности производили путем срезания всех надземных побегов на укосных площадках по 0,25 м², закладываемых в 6—9-кратной повторности. Площадки размещали через 1 м по трансекте, проложенной от гнездовой норы. При этом на сурчине располагали до трех укосных площадок, остальные — на целине, вдоль тропы сурков. Срезанные зеленые побеги отделяли от мертвых и высушивали в термостате до постоянного веса при температуре 90—100°. Укосы проводили трижды за сезон в следующие сроки: в апреле в период начала вегетации растительности, в мае-июне в период максимального развития фитомассы; в августе-сентябре в период окончания вегетации растительности.

Реакцию растительного покрова на воздействие сурков оценивали путем сравнения продукции, создаваемой растительностью на изолированной от сурков площади с той суммарной продукцией растительности на доступной им площади, которая включает растительную массу, оставшуюся на корню и потребленную сурками. Отметим, что фитомасса, потребленная сурками, соответствует общему изъятию ими растительности, так как сурки в отличие от многих других млекопитающих не оставляют кормовых остатков. Количество непосредственно потребляемой всеми сурками растительности определяли в расчете на 1 га из данных по суточному рациону сурков, их численности и продолжительности периода активности. Методика получения исходных данных описана в других работах (Середнева, Незговор, 1977а, б). Величину потребленной массы мы относили к площади кормовых участков сурков, которую определяли на основании визуальных наблюдений за пасущимися особями и непосредственных измерений освоенной площади (обычно участки около нор в радиусе до 4 м и полоса вдоль тропок, связывающих эти норы, шириной до 1 м). Кроме того, реакцию растительного покрова на отчуждение оценивали путем срезания, имитирующего стравливание растений животными. Для этого в 1975 г. на двух различающихся между собой уча-

стках (в заповеднике в условиях периодического сенокошения и на пастбище с интенсивным выпасом) заложили изолированные от животных площадки размером 0,5 м², на которых 4 раза за сезон (ежемесячно с апреля по август) срезали часть растительной массы. Площадки располагались на вершине сурчины, на ее склоне и целине. Отчуждение растительности при срезании соответствовало интенсивности стравливания ее сурками: на вершине сурчины растения срезали на $\frac{2}{3}$ высоты, на склоне — на $\frac{1}{2}$, на целине — на $\frac{1}{3}$. Параллельно для каждого случая закладывали контрольные площадки. По окончании опыта срезали всю растительную массу. Реакцию растительности на срезание оценивали путем сравнения продукции на контрольной площадке с суммарной фитомассой на опытной.

Прежде чем приступить к описанию воздействия степных сурков на растительный покров, отметим, что они, по нашим данным, используют в пищу практически все виды растений, которые есть в пределах кормовых участков. При этом сурки потребляют только зеленые части растений, содержащие не менее 20% протеина и 70% влаги. Взрослые особи съедают за сутки 108 г фитомассы (сухой вес), годовалые — 65 г, сеголетки — 45 г (Середнева, Незговоров, 1977б). Площадь кормовых участков сурков составляет от 4 до 12% территории, занятой их поселениями.

Воздействие сурков на урожай растительности. Сравнение динамики запаса растительности в течение вегетационного цикла, вызванной влиянием сурков, позволяет обнаружить некоторые отличия в ее характере на территориях с разным режимом хозяйственного использования (табл. 1, 2). Так, в 1974 г., в начале вегетации (апрель) сурки не оказывали воздействия на растительность заповедника, тогда как на пастбище они несколько снизили запас фитомассы (табл. 1). Указанное различие объясняется тем, что в это время на заповедной территории сурки кормились в основном на сурчинах¹, так как на целине из-за обилия ветоши и позднего начала вегетации доступного для них корма было очень мало. Напротив, на пастбище с умеренным выпасом скота ветоши было мало, благодаря чему сурки находили корм не только на сурчинах, но и на целинных участках. Далее, в июне 1974 г. уровень воздействия сурков на растительность заповедной территории оказался более высоким по сравнению с пастбищем (табл. 1). Это объясняется различной реакцией растительного покрова этих территорий на стравливание его сурками. В растительном покрове заповедной периодически выкашиваемой территории соотношение злаков и разнотравья примерно одинаково, тогда как в травостое пастбища преобладают злаки, преимущественно плотнокустовые. У злаков, как известно, точки роста располо-

¹ Учет растительности сурчин в 1974 г. не проводился.

Таблица 1

Воздействие степных сурков на запас массы растительности в пределах кормовых участков в 1974 г.

Режим хозяйственного использования	Запас зеленой фитомассы, г/ (сухой вес)			Изменение запаса под влиянием сурков					
				м ² (сухой вес)			% к запасу в условиях изоляции		
	апрель	июнь	сентябрь	апрель	июнь	сентябрь	апрель	июнь	сентябрь
Заповедник с периодическим сенокошением	38,8±8,48	212,8±12,72	50,4±3,88	0	(-) 24,8	(-) 23,2	(-) 12	(-) 12	(-) 46
	38,8±3,76	188,0±34,88	27,2±1,44						
Пастбище с умеренным выпасом скота	82,8±7,72	205,2±11,72	108,0±13,80	(-) 9,2	(-) 12,8	(-) 40,8	(-) 11	(-) 6	(-) 41
	73,6±3,56	192,4±8,00	67,2±8,40						

Примечание. В числителе — запас зеленой фитомассы на излупиванной; в знаменателе — на доступной суркам площади; знак плюс (+) — увеличение, минус (-) — снижение запаса зеленой фитомассы на доступной суркам площади.

Таблица 2

Воздействие степных сурков на запас зеленой массы растительности в пределах кормовых участков в 1975 г.

Территория, режим хозяйственного использования	Запас зеленой фитомассы, г/м ² (сухой вес)			Изменение запаса под влиянием сурков			
				г/м ² (сухой вес)		% к запасу в условиях изоляции	
	май	август	август	май	август	май	август
Заповедник с периодическим сенокошением	148,7±9,80	82,3±9,36	(+) 17,6	(-) 46,5	(+) 17,6	(-) 31	(+) 21
	102,2±13,72	99,9±2,80					
Пастбище с интенсивным выпасом	88,1±8,16	87,2±9,72	(-) 18,5	(-) 4,0	(-) 18,5	(-) 5	(-) 21
	84,1±9,56	68,7±13,20					

Примечание. См. табл. 1.

жены близко к поверхности почвы и повреждаются реже, чем более высокорасположенные точки роста разнотравья. Благодаря этому злаки выносят стравливание лучше, чем разнотравье (Евсеев, 1954). Поэтому на пастбище компенсация изъятой сурками фитомассы за счет отрастания поврежденных растений значительнее, чем на заповедной территории. В результате, несмотря на одинаковое потребление фитомассы сурками, их воздействие на растительность заповедной территории ощутимее по сравнению с пастбищем. В 1974 г., в конце вегетации, абсолютная (в г/м²) разница в запасе фитомассы на изолированной и доступной суркам площади кормовых участков заповедной территории оказалась ниже, чем на пастбище (табл. 1). Это, по-видимому, обусловлено тем, что на опытной площади заповедной территории сурки в связи с более ранним залеганием в спячку перестали кормиться примерно на две недели раньше, чем на пастбище. В этот период оставшаяся на корню растительность несколько увеличила свою массу за счет поздневегетирующих представителей разнотравья. Относительный (в %) уровень воздействия сурков на растительность на территориях с разным режимом хозяйственного использования оказался примерно одинаковым, так как на заповедной территории запас зеленой фитомассы на изолированной от сурков площади из-за более раннего усыхания растений был меньше, чем на пастбище.

В 1975 г. к моменту создания растительностью наибольшей биомассы (май) уровень воздействия сурков на растительный покров заповедной территории, как и в предыдущем году, оказался гораздо выше по сравнению с таковым на пастбище с интенсивным выпасом домашних животных (табл. 2). Это объясняется описанными выше различиями в реакции растительного покрова данных территорий на изъятие части фитомассы. В конце вегетации (август) результаты воздействия сурков на растительность территорий с разным режимом хозяйственного использования оказались прямо противоположными (табл. 2). По нашим наблюдениям, в 1975 г. на заповедной территории сурки в связи с более ранним залеганием в спячку перестали кормиться раньше, чем на пастбище с интенсивным выпасом. В результате те экземпляры растений, которые из-за засухи и постоянного объедания сурками не успели закончить свой вегетационный цикл, после обильных дождей, выпавших в июле-августе, продолжили свой рост. В то же время на растительность изолированной от сурков площади осадки не оказали такого влияния, так как уже в середине мая-июня она закончила свое развитие и начала засыхать. По этой причине на заповедной территории запас зеленой фитомассы на доступных суркам участках оказался выше, чем в условиях изоляции. Напротив, в то же самое время на пастбище сурки продолжали кормиться и снизили запас фитомассы на доступной им площади.

Интересно также сравнить воздействие сурков на растительность в разные годы (табл. 1 и 2). Так, наши данные показывают, что в период создания растениями наибольшей биомассы (май-июнь) на заповедной территории компенсация за счет отрастания поврежденных, а также не поедаемых сурками растений в 1974 г. была выражена в большей степени, чем в 1975 г. Как отмечено, в 1974 г. растительность в первой половине вегетационного цикла была обеспечена влагой несравнимо лучше, чем в 1975 г., что и сказалось соответствующим образом на результатах восстановления изъятой части фитомассы. Кроме того, общий запас растительности на заповедной территории в 1975 г. в связи с засухой был меньше, чем в 1974 г. Поэтому в 1974 г. в середине вегетационного цикла относительный уровень воздействия сурков на растительность оказался ниже, чем в то же время 1975 г. Далее, в конце вегетации влияние сурков на растительность заповедной территории в 1974 г. резко отличалось от такового в 1975 г. Причина, очевидно, кроется в том, что в 1975 г. благодаря прошедшим в июле-августе дождям часть растений, стравленных сурками, снова тронулась в рост.

Таким образом, полученные данные показывают, что изменение запаса растительности под влиянием сурков имеет довольно сложный характер: различия наблюдаются как на участках с разным режимом хозяйственного использования, так и в отдельные годы. Сложность обусловлена различиями в реакции растительного покрова на стравливание его сурками. Последняя, в свою очередь, определяется рядом факторов, в частности видовым составом растительного покрова и условиями увлажнения.

До сих пор речь шла о воздействии сурков на биомассу растений, имеющуюся на определенной площади кормовых участков в отдельные периоды вегетационного цикла. Более важно выяснить, насколько снижается количество продукции, создаваемой растительностью за весь вегетационный цикл (за год), в пределах площади, используемой сурками для сбора корма¹. Для этого предварительно нужно определять величину надземной части растительной продукции на изолированной площади и величину не использованной сурками продукции на доступной им площади кормовых участков. Как показывают наши данные (табл. 1, 2), наибольший запас растительной массы на изолированной от сурков площади наблюдался в июне (1974 г.) или в мае (1975 г.) Если учесть, что ранней весной, до начала вегетации растительности, есть некоторое количество побегов, сформированных в предыдущий сезон и перезимовавших в зеленом состоянии, а именно $8,4 \text{ г/м}^2$, то легко определить про-

¹ Имеется в виду так называемая «чистая» продукция, исключая ту ее часть, которая потреблена сурками. Учитывалась только надземная продукция.

Таблица 3

Воздействие степных сурков на надземную продукцию растительности в пределах их кормовых участков

Год	Режим использования	Надземная продукция на изолированной площади, г/м ² (сухой вес)	Надземная продукция на доступной суркам площади г/м ² (сухой вес)*	Снижение продукции под влиянием сурков	
				г/м ² (сухой вес)	% к продукции в условиях изоляции
1974	Заповедник с периодическим сенокошением	204	162	42	21
1974	Пастбище с умеренным выпасом скота	197	146	50	25
1975	Заповедник с периодическим сенокошением	140	92	49	35
1975	Пастбище с интенсивным выпасом скота	80	61	19	23

* Включает только ту часть фитомассы, которая остается неиспользованной сурками.

дукцию, создаваемую растительностью за текущий год в условиях изоляции (табл. 3). При расчетах мы не учитываем тот прирост, который образуется после максимума в нарастании фитомассы в условиях изоляции, так как здесь он, очевидно, настолько мал, что им можно пренебречь. Сложнее определить ту часть продукции, которая остается не использованной сурками на доступной им площади. Дело в том, что если в первой половине вегетационного цикла снижение запаса зеленой фитомассы происходит исключительно под влиянием сурков, то во второй оно обусловлено как отчуждением части фитомассы сурками, так и естественным усыханием растительности. Чтобы разделить между собой эти потери, мы вычленили те из них, которые вызваны естественным усыханием. Для этого использовали данные по снижению фитомассы на изолированном участке, допуская, что такая же доля этих потерь, связанных с усыханием, свойственна и растительности на доступной суркам площади. Это позволяет установить ту суммарную продукцию (урожай на корню после прекращения сбора корма сурками и потери зеленой фитомассы в связи с усыханием), которая неиспользована сурками на доступной им площади кормовых участков. На основании полученных данных легко определить, что потери продукции, вызванные сурками, на исследованных участках в разные годы составляют 21—35% от продукции в условиях изоляции (табл. 3).

Как отмечалось выше, площадь, осваиваемая сурками в процессе сбора корма, составляет лишь около 4% на заповедной периодически выкашиваемой территории, 9% на пастбище

Таблица 1

Воздействие степных сурков на надземную продукцию растительности в пределах всей территории

Год	Режим использования	Площадь, используемая для сбора корма, м ² /га	Надземная продукция на изолированной площади, кг/га (сухой вес)	Надземная продукция на доступной суркам площади* кг/га (сухой вес)	Снижение продукции	
					кг/га (сухой вес)	% к продукции в условиях изоляции
1974	Заповедник с периодическим сенокошением	390	2044	2028	16	1
1974	Пастбище с умеренным выпасом	900	1968	1923	45	2
1975	Заповедник с периодическим сенокошением	390	1403	1384	19	1
1975	Пастбище с интенсивным выпасом	1200	797	775	22	3

* См. прим. к табл. 3.

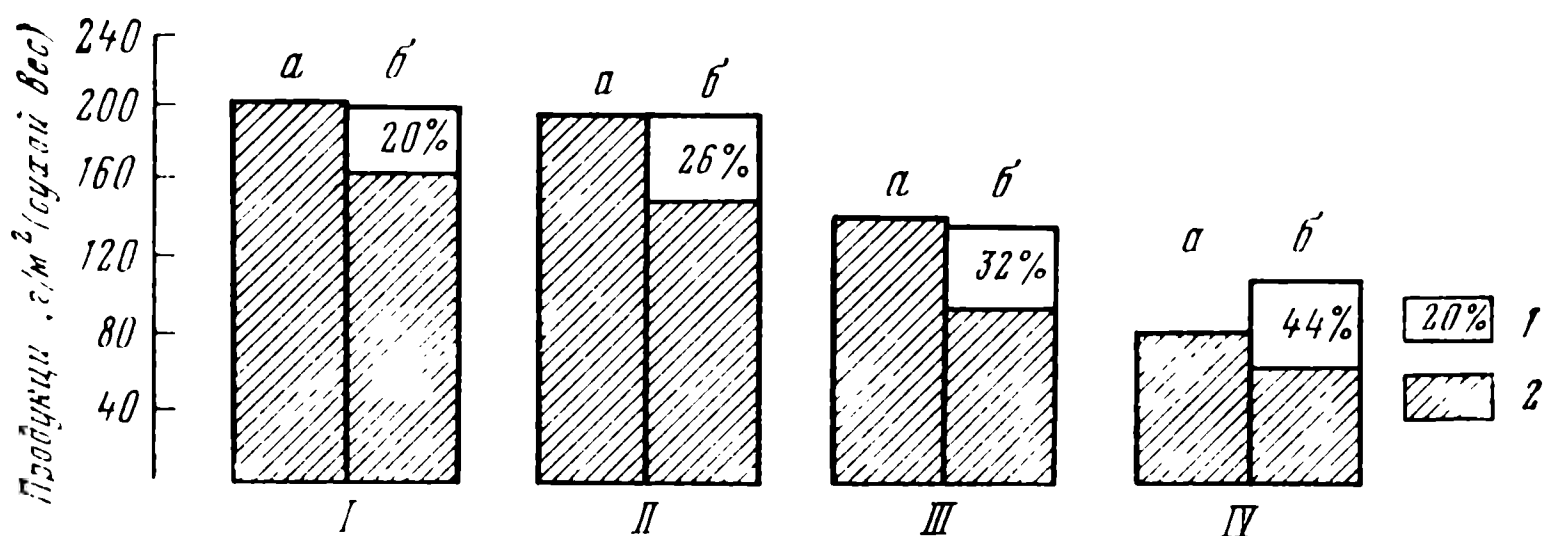
с умеренным выпасом и 12% на пастбище с интенсивным выпасом домашних животных. Представляется важным определить уровень воздействия сурков на растительный покров всей территории, занятой их поселениями. Его легко рассчитать, зная величину снижения продукции под влиянием сурков в пределах их кормовых участков (табл. 3) и той площади, которая приходится на данные участки (табл. 4). Полученные результаты показывают, что уровень воздействия сурков на растительный покров составляет всего лишь 1% на заповедной периодически выкашиваемой территории и 2—3% — на пастбищах с выпасом (табл. 4). Эти данные представляют интерес с хозяйственной точки зрения, так как характеризуют результат воздействия сурков на растительные ресурсы сенокосов и пастбищ.

Интересно сопоставить величину пастбищного воздействия на растительный покров степных сурков и домашних животных. По нашим данным, полученным путем сравнения продукции растительности, создаваемой за год на изолированной и доступной для домашних животных площади, оказалось, что на участках, доступных крупному рогатому скоту, при умеренной нагрузке запас зеленой массы уменьшается на 11%, а при интенсивном выпасе — на 48%. Сопоставив эти величины с потерями, вызванными степными сурками, легко определить, что на долю степных сурков на пастбище с умеренным выпасом приходится 15%, а на пастбище с интенсивным выпасом — всего лишь 6% общих потерь продукции. Таким образом, уровень воздействия сурков на растительность значительно ниже по

сравнению с таковым домашних животных — особенно при интенсивном режиме пастбы.

В целом можно заключить, что под воздействием сурков урожай фитомассы в пределах их кормовых участков снижается на 21—35%, что по отношению ко всей территории составляет 1—3%.

Реакция растительного покрова на изъятие части фитомассы сурками. Известно, что снижение растительной продукции может быть обусловлено не только непосредственным изъятием части растительности животными, но и ухудшением



Влияние степных сурков на продуктивность растительности в пределах кормовых участков

а — изолированный от сурков; *б* — доступный для сурков участок; 1 — потребленная сурками фитомасса (указан % к суммарной фитомассе на доступном участке); 2 — фитомасса, не использованная сурками (оставшаяся на корню); I — заповедник с периодическим сенокошением (1974 г.); II — пастбище с умеренным выпасом скота (1974 г.); III — заповедник с периодическим сенокошением (1975 г.); IV — пастбище с интенсивным выпасом скота (1975 г.)

роста поврежденных ими растений, иными словами, — снижением продуктивности. Попытаемся оценить, как влияет отчуждение части фитомассы сурками на продуктивность растительного покрова. Сравнение надземной продукции, создаваемой растительностью на изолированной от сурков площади, с суммарной продукцией (фитомасса, потребленная сурками, плюс оставшаяся на корню) на доступной им площади показывает, что почти на всех исследованных участках этот показатель практически одинаков (см. рисунок). Характерно, что на участке с интенсивным выпасом скота надземная продукция на доступной суркам площади оказалась даже выше, что, по-видимому, свидетельствует о положительном влиянии сурков на продуктивность растительности в этих условиях. Можно заключить, что изъятие сурками 20—44% растительной продукции не наносит ущерба продуктивности растительности. Более того, продуктивность растительного покрова, сформировавшегося в условиях интенсивного выпаса скота, под влиянием сурков даже увеличивается.

Таблица 5
Реакция растительного покрова на изъятие части надземной продукции
при многократном (4 раза за сезон) срезании (1975 г.)

Режим хозяйственного использования	Участок	Однократное изъятие фитомассы, % к общей фитомассе	Надземная продукция растительно- сти на конт- роле (без срезания), г/м ² /год (сухой вес)	Надземная продукция растительности на опыте (при срезании)				Изменение над- земной продукции растительности под влиянием сре- зания, % к про- дукции на контро- ле (без срезания)*
				изъятая фито- масса (сумма за 4 среза- ния), г/м ² (сухой вес)	оставшаяся на корню фитомасса, г/м ² (сухой вес)	Суммарная фи- томасса (изъ- ятая+на кор- ню), г/м ² (сухой вес)	изъятая фитомасса, % к суммарной фитомассе	
Заповедник с периодическим сенокошением	Целина	30	148,8	50,0	37,6	87,6	57	(-) 41
	Склон сур- чины	50	129,2	79,8	47,0	126,8	63	(-) 2
	Вершина сур- чины	70	165,6	276,2	39,8	316,0	87	(+) 91
Пастбище с ин- тенсивным вы- пасом скота	Целина	30	88,8	60,2	62,8	123,0	49	(+) 39
	Склон сур- чины	50	88,4	101,2	52,0	153,2	65	(+) 73
	Вершина сур- чины	70	108,8	144,2	45,0	189,2	76	(+) 74

* Знак плюс (+) — увеличение, минус (-) — уменьшение продукции.

Полученные нами результаты свидетельствуют о существовании отличий в реакции растительного покрова территорий с разным режимом хозяйственного использования, которые наиболее резко проявляются в условиях заповедного режима и интенсивного выпаса скота. Например, в первом случае допустимый уровень изъятия растительной массы сурками составляет не более 20%, тогда как во втором он может быть выше 44%. Отмеченные различия в реакции растительного покрова сравниваемых территорий обусловлены особенностями его видового состава, которые, в свою очередь, связаны с режимом хозяйственного использования. Как отмечалось, в растительном покрове, сформированном в условиях заповедного (сенокосного) режима использования соотношение злаков и разнотравья оказывается примерно одинаковым, тогда как в условиях пастбищного использования наблюдается преобладание злаков, которые лучше выносят стравливание, чем разнотравье.

Данные опытов по срезанию растений, имитирующему стравливание их сурками, также свидетельствуют о различиях в реакции растительного покрова (табл. 5). Различия обусловлены особенностями видового состава травостоя и связанной с ним способностью к восстановлению утраченной части фитомассы. Так, отчуждение примерно одного и того же количества фитомассы в условиях заповедного и пастбищного использования в первом случае приводит к снижению, во втором, напротив, к увеличению продуктивности растительного покрова целинных участков. Далее следует отметить, что как на территории с заповедным, так и с пастбищным режимом использования реакция растительности целинных участков отличается от таковой сурчин, что особенно характерно для заповедной территории. Дело в том, что в условиях заповедной периодически выкашиваемой территории на вершинах сурчин под воздействием сурков формируется травостой, состоящий в основном из злаков, тогда как на целине, где сурки пасутся не столь интенсивно, он наполовину представлен разнотравьем. Специфика реакции злаков и разнотравья на отчуждение части тканей, о которой уже говорилось ранее, способствует тому, что продуктивность растительного покрова верхней части сурчин заповедной территории в отличие от целинных участков, не только не снижается под влиянием срезания, а наоборот, увеличивается. Таким образом, проведенный нами эксперимент по срезанию показал, что на текущую продуктивность растительного покрова при отчуждении части фитомассы оказывает влияние видовой состав травостоя. Продуктивность растительного покрова, состоящего в основном из злаков, при отчуждении значительной части фитомассы существенно возрастает за счет интенсивного отрастания поврежденных злаков. Напротив, на продуктивность растительного покрова, имеющего в своем составе значительное количество разнотравья, изъятие такого же

количества фитомассы оказывает отрицательное влияние, так как при этом нарушается нормальный рост представителей разнотравья.

О реакции растительного покрова на воздействие сурков можно также судить, сравнивая видовой состав, высоту и общее проективное покрытие растений на изолированных и доступных им площадях. Наши наблюдения показали, что изменений указанных параметров под влиянием сурков не наблюдается. Исключение составляет растительный покров сурчин с гнездовыми норами, где видовой состав, высота и общее проективное покрытие растительности изменяются как под влиянием объедания, так и вытаптывания растений сурками. Так, на сурчинах обитаемых нор формируется растительность, отличающаяся от таковой в условиях изоляции. В частности, исчезают представители разнотравья, появляются ксерофильные виды растений и сорные. При этом общее количество видов растений сокращается в среднем на 40%, что особенно заметно на сурчинах заповедной территории, так как здесь значительная часть видов — представители разнотравья, в первую очередь выпадающие при стравливании и вытаптывании. Под влиянием постоянного объедания и вытаптывания значительно снижается также высота и общее проективное покрытие травостоя сурчин. Однако следует учесть, что сурчины, по нашим данным, занимают всего лишь около 1% территории. Поэтому отмеченное выше отрицательное воздействие сурков на видовой состав, высоту и общее проективное покрытие растительности для территории в целом несущественно.

Таким образом, сурки не оказывают отрицательного влияния на кормовую ценность травостоя сенокосов и пастбищ. Напомним, что потери фитомассы под воздействием сурков составляют всего лишь 1% продукции сенокосных и 2—3% пастбищных угодий, причем часть этих потерь приходится на ту фитомассу, которая не может быть использована в хозяйственных целях. Снижения продуктивности растительного покрова при этом не происходит. Все это позволяет сделать вывод, важный в хозяйственном отношении, о том, что сурки не являются конкурентами домашнего скота по использованию урожая растительности пастбищ и сенокосных угодий Украины.

В заключение еще раз укажем на наиболее важные особенности воздействия сурков на растительный покров. Надземная продукция растительности в пределах кормовых участков сурков под влиянием потребления ими 20—44% фитомассы снижается на 21—35%. Снижение продукции происходит исключительно за счет потребления растительной массы сурками, причем на пастбище с интенсивным выпасом крупного рогатого скота значительная часть продукции, изъятой сурками, восстанавливается благодаря отрастанию поврежденных растений. Снижение продукции растительности в пределах кормовых уча-

стков сурков, отнесенное ко всей площади, занятой их поселениями, составляет 1% на территории с сенокосным и 2—3% — с пастбищным режимом использования. Изъятие значительного количества фитомассы сурками не только не оказывает заметного отрицательного влияния на текущую продуктивность растительного покрова, но даже может способствовать ее увеличению. Кормовая ценность травостоя при этом не снижается.

Л и т е р а т у р а

- Андрушко А. М. Деятельность грызунов на сухих пастбищах Средней Азии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1939.
- Доброчаева Д. Н. Флора и рослинність заповідника АН УРСР «Стрілецький степ». — Украин. бот. журн., 1956, 3, № 2, с. 44—57.
- Евсеев В. И. Пастбища юго-востока. Чкаловск: Чкаловск. кн. изд-во, 1954.
- Зими́на Р. П., Погодина Г. С., Урушадзе Т. Ф. Ландшафтообразующая роль сурков в аридных высокогорьях Тянь-Шаня и Памира. — В кн.: Фауна и экология грызунов, 1970, вып. 9. с. 177—191.
- Зубкова Л. В., Трулевич Н. В., Урушадзе Т. Ф. Влияние деятельности красного сурка на почвы и растительность в Алтайской долине. — В кн.: Ресурсы фауны сурков в СССР. М.: Наука, 1967, с. 46—50.
- Карандеева М. В. Геоморфология Европейской части СССР. М.: Изд-во МГУ, 1957.
- Крупенников И. А., Степаницкая С. М. О влиянии сурка (*Marmota bobac* Müll.) на почву в связи с некоторыми чертами его экологии. — Зоол. журн., 1943, 22, вып. 6, с. 369—373.
- Кучерук В. В. Воздействие травоядных млекопитающих на продуктивность травостоя степи и их значение в образовании органической части степных почв. — В кн.: Биология, биогеография и систематика млекопитающих СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 157—193.
- Лавренко Е. М. Степи Евроазиатской степной области, их география, динамика и история. — В кн.: Вопросы ботаники, т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954, с. 143—157.
- Осычнюк В. В., Билык Г. И. Украинский степной заповедник. — В кн.: Заповедники Советского Союза. М.: Колос, 1969, с. 287—296.
- Середнева Т. А., Незговоров А. Л. Численность и продуктивность степного сурка на пастбищных и заповедных территориях Украины. — Зоол. журн., 1977а, 56, вып. 8, с. 1216—1225.
- Середнева Т. А., Незговоров А. Л. Потребление и переработка корма степным сурком (*Marmota bobac*). — Зоол. журн., 1977б, 56, вып. 12, с. 1839—1845.

РОЛЬ НАСЕКОМЫХ В ПРОЦЕССЕ ОТМИРАНИЯ САКСАУЛА С ВОЗРАСТОМ В ПРИБАЛХАШЬЕ

Е. Н. Иерусалимов, Е. Л. Васьков

Институт эволюционной морфологии и экологии животных
им. А. Н. Северцова АН СССР

ВВЕДЕНИЕ

Растения, относящиеся к роду саксаул (*Haloxylon*), попали в поле зрения исследователей сравнительно недавно; планомерное изучение этих представителей семейства *Chenopodiaceae*, произрастающих в наших пустынях, началось лишь в двадцатых годах текущего века. По сравнению с другими хозяйственно-важными древесными растениями количество исследований, посвященных саксаулу, невелико, но большинство их исключительно полны и обстоятельны. Это в первую очередь относится к работам В. М. Арциховского (1928, 1933), которые посвящены физиологии и анатомии саксаула, а также к работам С. А. Никитина (1966) и В. Л. Леонтьева (1954), посвященных описанию древесных биоценозов пустынь СССР, в основном — саксауловым. Исчерпывающей можно назвать и работу В. Н. Кравцова (1955) о грибах-паразитах и сапрофитах саксаула.

Относительно слабее изучен комплекс насекомых, живущих на саксауле. В работе В. А. Потоцкой (1975), в обзоре литературы, касающейся энтомокомплексов пустынь, из 162 работ приводится лишь 19 названий, которые связаны с изучением насекомых, повреждающих саксаул. В большинстве этих работ описываются собственно насекомые и значительно меньше внимания уделяется взаимоотношению насекомых и саксаула. Мало того, имеется мнение, что ствольные насекомые не имеют никакого хозяйственного значения, так как саксаул используется лишь на дрова (Нуннаев, Вейисов, 1965). Все же имеется ряд работ, в которых предпринимается попытка оценить вредную деятельность насекомых на саксауле (Мариковский, 1955; Парфентьев, 1958; Синадский, 1968; Мамаев, 1975). Более того, в саксауловых лесах Казахстана производились лесопатологические обследования (Синадский, 1968), что, в свою очередь, говорит о заинтересованности лесного хозяйства в выяснении роли насекомых, живущих на саксауле.

Правильному пониманию роли этих насекомых мешает система сложившихся взглядов, присущих лесоводству и лесной защите умеренной зоны, которые автоматически переносятся на взаимоотношения саксаула и насекомых, живущих на нем. Специфичность как условий произрастания, так и самой повреж-

даемой породы придают неожиданный акцент этим отношениям. Так, например, почти поголовная заселенность саксаула в определенном возрасте совсем не говорит о каком-то катастрофическом отмирании или ослаблении древостоя, а начало заселения стволовыми насекомыми не является следствием предварительного болезненного ослабления дерева.

В настоящей статье предпринимается попытка изучения системы, в которую входят, с одной стороны, саксаул, а с другой — стволовые насекомые в динамике ее развития, начиная с молодого возраста саксаула до отмирания его в результате естественного старения и деятельности насекомых.

Материалы для настоящей статьи авторы собирали в 1975—1977 гг. во время экспедиций, проводившихся совместно с Институтом зоологии АН КазССР.

Авторы выражают глубокую признательность сотрудникам этого Института, доктору биологических наук И. А. Костину и А. С. Баденко за помощь в работе.

РАЙОН РАБОТ

Саксаул — отличное и практически единственное топливо тех районов, где он произрастает. Это обстоятельство привело к тому, что обширные в прошлом саксауловые леса наших пустынь на огромных площадях сменились малопродуктивными выломками, где продолжается бессистемная добыча топлива. Нетронутые саксаульники сохранились лишь в малодоступных местах. В частности, в южном Казахстане в дельте р. Или на территории Баканасского лесхоза вдоль старых русел еще произрастают относительно не тронутые ломками сомкнутые саксаульники, где лишь в зимнее время выпасается небольшое количество скота. Наши исследования проводились как в этом районе, так и на выломках в среднем течении р. Или (выше Капчагайского водохранилища) в Чиликском лесхозе.

Климат района резко континентальный, с характерной большой разницей температур дня и ночи, лета и зимы, с холодной малоснежной зимой и жарким сухим летом. Самая высокая среднемесячная температура 25—23° наблюдается в июле (абсолютный максимум 40—45°), самая низкая — (—13—15°) в январе, абсолютный минимум составляет —45°. Годовая сумма осадков колеблется от 135 до 150 мм, что составляет всего 11,2% от общей испаряемости. Величина относительной влажности воздуха в летние месяцы падает до 30% и нередко до 10%, а дефицит влажности воздуха в этот период составляет 17—23 мб. Все это свидетельствует о том, что низовья Или расположены в пустынной зоне и по сухости мало отличаются от пустынь Центральной Азии, Южной Африки и Западной Австралии (Литвинова, 1963). Поэтому рост и состояние саксаульников в долине р. Или сильно зависят от грунтовых вод.

Обследованные насаждения относятся, согласно классификации С. А. Никитина, к пристарицевым эфемерно-полынно-солянковым саксаульникам на такыровидных почвах. Они окаймляют русла стариц, ложбин стока в древних дельтах рек в условиях сравнительно неглубоких минерализованных грунтовых вод, лежащих на глубине от 4 до 8 м. Эти насаждения неоднородны. Непосредственно у самого берега произрастают особо роскошные саксаульники I бонитета. Высота их достигает 6—7 м и полнота 0,8 и выше. Местами они непроходимы. В этих условиях саксаулу угрожает не столько дефицит влаги, сколько, судя по состоянию, внезапные колебания уровня вод, особенно подтопление корневой системы. Площадь таких насаждений невелика.

Наиболее распространены саксаульники II бонитета. Они также высокополнотны (0,5—0,7, полнота), запас древесины в них от 10 до 20 т на 1 га. Высота их 3—5 м. Местами они образуют непроходимые заросли. По мере удаления от водоемов и понижений, условия роста саксаула ухудшаются, грунтовые воды опускаются ниже 8—10 м. Снижается полнота (0,2—0,4) и высота (1,5—2 м) саксаула. Эти насаждения уже относятся к III бонитету.

Все три типа саксаульников были исследованы, причем количество пробных площадей, заложенных в них, было пропорционально встречаемости этих типов. Условия произрастания на выломках III бонитета полностью соответствовали исходным насаждениям, но на выломках II бонитета присутствовало незначительное количество тамарикса и чингиля, что говорило о близости выломанного насаждения к сходному типу луговых, кустарнико-разнотравных саксаульников.

ОСОБЕННОСТИ САКСАУЛА КАК СРЕДЫ ОБИТАНИЯ СТВОЛОВЫХ НАСЕКОМЫХ

На территории нашей страны произрастает три вида саксаула: черный [*Haloxylon aphyllum* (Minkv) Jln], песчаный или белый (*H. persicum* Bge. et Boiss.) и зайсанский (*H. ammodendron* Bge.). В районах обследования встречались только первые два, основное внимание уделялось черному саксаулу. Это древовидное растение, образующее хорошо заметный ствол, произрастает преимущественно на глинистых такырных участках. Белый саксаул произрастает на бугристых песках и чаще всего хорошо выраженного ствола не образует. В районах обследований не было крупных массивов этого растения. Состав стволовых насекомых у обоих видов сходен и энтомологи зачастую их не различают. Оба эти вида не имеют сколько-нибудь развитых листьев и ассимилируют при помощи зеленых побегов.

Ткани ствола саксаула не являются древесиной в строгом смысле этого слова и определяются как «синдесма» (Арциховский, 1933). Дело в том, что для саксаула, как и для многих

растений, принадлежащих к семейству маревых, характерно особое аномальное строение вторично утолщенного стебля. Несмотря на это, при внешнем осмотре у большинства наблюдателей не возникает сомнения в том, что перед ними дерево с хорошо развитой древесиной, в которой даже различимы слои, сходные с годовыми, заболонь и ядро. Станным может показаться лишь отсутствие привычной пробковой корки на стволе. На самом деле большинство тканей, сходных по функциям с аналогичными тканями обычных деревьев, имеют резко отличное строение и происхождение. Начнем с того, что наружный слой ствола саксаула включает в себя микроскопический слой корки и многофункциональную образовательную ткань, дающую начало как пробке, так и ряду одновременно действующих камбиальных слоев. Общая толщина его не превышает долей миллиметра. Настоящей коры (феллодермы, системы ситовидных трубок и луба в окружении коровой паренхимы) здесь нет. Кстати, это исключает возможность развития большой группы подкоровых насекомых.

Проводящую функцию коры несут флоэмные элементы ствола, которые вместе с ксилемными тяжами образуют пучки закрытого типа. Эти пучки концентрически (вернее, спирально) располагаются в массе прозенхимных, но сходных по происхождению с паренхимой клеток, несущих механическую и запасную функции. Строение ствола, таким образом, напоминает строение ствола некоторых многолетних однодольных растений (например, пальм), но в отличие от них ствол саксаула способен утолщаться вторично. По мере роста ствола мягкие, неодревесневшие флоэмные элементы сдавливаются, облитерируются и обнаружить их во внутренних частях нельзя. На поперечном шлифе ствола видны лишь светлые пучки ксилемы, погруженные в бурую массу запасной ткани. Позднее, оказавшись во внутренних частях ствола, ксилемные пучки перестают проводить воду, так как заполняются бурым камедообразным веществом. Эта часть ствола приобретает бурый цвет и сходство с ядром лиственных деревьев. До того, как это произойдет, на поперечном шлифе саксаула заметны сезонные изменения толщины стенок клеток запасной ткани (Арциховский, 1933), что связано с расходом запасных веществ. После облитерации флоэмных элементов ткани ствола выходят из зоны активной физиологической деятельности, но остаются привлекательными для насекомых в силу своей качественной однородности с физиологически активной частью ствола. Поэтому, если многие насекомые, живущие на обычных деревьях, предпочитают питаться в зоне заболони и коры, то насекомые, живущие на саксауле, имеют возможность питаться в столь же благоприятных условиях внутри ствола и корней, не убивая растения-хозяина. Впервые на это своеобразие взаимоотношений стволовых насекомых с саксаулом обращает внимание И. А. Костин (1973, 1977).



Рис. 1. Прорости на стволе саксаула; зарастание отмерших сучьев и сухобочин

Работы, посвященные анатомическому строению корня саксаула, нам не известны. По нашим наблюдениям, строение его сходно со строением ствола, но более рыхло. Удельный вес воздушно-сухой ткани корня оказался равен $0,88 \text{ г/см}^3$, т. е. был легче, чем у воды. Параллельно определенный уд. вес наземной части того же экземпляра оказался равен $1,09 \text{ г/см}^3$. Максимальная ширина сосудов в древесине корня — $0,1 \text{ мм}$, тогда как в стебле она не превышала $0,05 \text{ мм}$. На поперечном срезе были обнаружены единичные круглые зерна крахмала. В отличие от стебля сосуды в центральной части корня не были ничем заполнены.

Незначительная толщина наружного слоя стебля саксаула делает его легко ранимым. Всякое механическое повреждение ведет к некрозу, и образующая ткань в этом месте не возобновляется. По мере разрастания окружающих тканей этот участок «заваливается», но края образовавшейся прорости не срастаются, и она хорошо заметна на поверхности ствола в виде продольной складки. В результате этого со временем весь ствол саксаула оказывается изборозжденным весьма характерными продольными морщинами (рис. 1). Они образуются не только при ранении, но и при зарастании отмерших сучьев, крупных и мелких. Крупные сухобочины, иногда занимающие большую часть окружности ствола или ветви (причина образования может быть различной), не зарастают также, но живая часть ствола, порою один живой ремень, постепенно разрастается, формирует подобие нового стебля, параллельного отмершей части, которая впоследствии выкрашивается. На месте ее образуется обычная прорость. Подобное явление наблюдается и на стволе, и на корнях, причем у белого саксаула можно наблюдать даже смену корня, когда небольшое ответвление от главного корня, разрастаясь, заменяет старую отмершую часть.

Одной из особенностей саксаула (часто фатальной для него) является своеобразное зарастание развилок. Если у обычного дерева развилка обрастает тканью со всех сторон, то у саксаула всегда остается узкая полоска корки между ветвями. Вследствие этого развилки легко разрушаются от нагрузки сверху. Кроме того, в узкую щель легко проникают влага и споры грибов. Это также наиболее вероятный путь поселения стволовых. Особенное значение это явление приобретает в нижней части ствола, где оно ведет к образованию дупла, характерного для зрелой стадии развития дерева и служащего местом изначального поселения многих корневых насекомых. Таким образом, саксаул по анатомическому строению представляет собой своеобразный вариант древесного растения, способный, по-видимому, существовать только в условиях аридного климата.

Для решения задач, поставленных в настоящей статье, необходимо было более или менее точно определить возраст саксаула. У деревьев средней полосы такое определение сводится к подсчету годовичных колец на поперечном срезе дерева или на образце, взятом возрастным буравом. Саксаул откладывает в течение года несколько колец, ничего общего не имеющих с годовичными кольцами обычных деревьев, причем число их меняется каждый год. Тем не менее в практике таксации саксаула существуют приемы, основанные на подсчете этих колец. Сумма их затем делится на некоторую величину (10, 6, 4, 3) в зависимости от бонитета и убеждения автора. Определение возраста, таким образом, совершенно условно и не применялось нами еще и потому, что сердцевина старых деревьев бывает часто разрушена гнилью. Самым достоверным методом определения возраста считается метод Арциховского — Петрова, основанный на особенностях ветвления саксаула. Этот способ удобен для оценки возраста молодых деревьев и хорош для контроля точности определений другими способами. Но при необходимости оценки возраста массового материала пользоваться им затруднительно. В то же время в работе А. Б. Георгиевского (1974) описывается способ, основанный на том, что ствол саксаула равномерно утолщается по годам (0,8 см в год для условий Репетека, Южная Туркмения). Возраст дерева таким образом можно получить, разделив средний диаметр у корневой шейки на эту величину. Условия роста саксаула в Прибалхашье иные, поэтому мы воспользовались результатами исследований К. А. Пашковского (1958), который приводит размеры различных деревьев саксаула в интересующем нас районе для разных возрастов и бонитетов. Это позволило построить кривые регрессии, которые описывали изменения диаметра с возрастом в различных бонитетах. По этой зависимости была составлена вспомогательная таблица, которая давала возможность определить возраст не только отдельных моделей, но и возраст групп деревьев при массовом перече-те. Данный метод, несомненно, приближителен, но там, где выводы делаются в отношении возрастных групп, ошибка в 2—3 года не имеет существенного значения.

Возраст, соответствующий диаметру саксаула для каждого из трех бонитетов, дается в табл. 1.

Таблица послужила основой для суждения о возрасте деревьев саксаула.

Состояние саксаульников и характер повреждения изучался при помощи пробных площадей и модельных деревьев.

Пробные площади носили характер перечетов деревьев вдоль ходовой линии, т. е. не были привязаны к площади. Основными условиями, которые выдерживались при выборе длины и направления линии перечета, были однородность участка и необходимость иметь в перечете не менее 100 деревьев. Перечет деревьев

Таблица 1

Возраст деревьев саксаула, соответствующий диаметру у корневой шейки, для различных бонитетов

Диаметр у корневой шейки, см	Бонитет			Диаметр у корневой шейки, см	Бонитет		
	I	II	III		I	II	III
2	5	6	10	18	24	29	43
4	9	11	15	20	27	32	48
6	12	16	20	22	31	36	50
8	15	18	25	24	34	42	—
10	17	21	28	26	37	48	—
12	19	23	31	28	42	55	—
14	21	25	34	30	50	62	—
16	22	27	37				

производился по двум категориям — по диаметру у корневой шейки и по состоянию. Диаметр у корневой шейки измерялся по двум направлениям и записывался в таблицу в виде средней величины. Для записи использовалась обычная при лесной таксации шкала из 4-сантиметровых ступеней толщины.

Категории состояния деревьев выделялись следующие:

1. Внешнездоровое, за исключением обычных для саксаула проростей, на стволе нет следов повреждений, крона равномерно зеленая, нормальной густоты.

2. Здоровая крона, но имеется сухобочина, обычно связанная с повреждением нижней части ствола скотом.

3. Здоровая крона, имеется дупло. У деревьев этой категории в нижней части ствола у главной развилки имелось открытое или закрытое дупло, обычно забитое черной, иногда бродящей во влажном состоянии массой перегноя.

4. Разваленный ствол, «развалина». У деревьев этой категории ствол распадается на 2—3 или более ветви, у основания лежащие горизонтально, затем поднимающиеся кверху. Внутренняя часть такой «развалины», бывшее дупло, обычно закрыто трухой и землей, но у большинства деревьев рост ствола у корневой шейки не прекращается, и крона остается зеленой.

5. Частично сухокронное. Дерево такое же, как и в предыдущей категории, но часть ветвей — отмершие. Количество отмерших ветвей не более 50%.

6. Сухокронное, но живое. В эту категорию относились деревья, у которых отмерло более 50% ветвей, но в кроне имелась хотя бы одна живая ветвь.

7. Отмершее дерево.

Приведенная градация состояния деревьев на пробных площадях без особенных изменений была пригодна для перечета практически на всем районе работ. В значительной степени она

отражала жизнеспособность дерева и этапы эволюции ствола в течение его жизни. Для того чтобы суммировать наши суждения о состоянии различных возрастных групп в насаждении данные перечетных таблиц были представлены в виде диаграмм, на которых были показаны процентные соотношения деревьев разного состояния в различных возрастных группах.

На каждой пробной площади брали по 10 моделей (в среднем). Они выбирались таким образом, чтобы были представлены наиболее распространенные категории состояния на данной пробной площади.

Деревья саксаула приходилось выкапывать до глубины 1 м и более, а в случае особо крупных деревьев корчевать тросом при помощи автомобиля. Выкопанные модели обмеряли и зарисовывали. После этого их расчленяли, все найденные ходы зарисовывали, а обнаруженных личинок фиксировали для дальнейшего определения. Таким образом, была получена картина заселения стволов саксаула применительно к их возрасту и внешнему состоянию.

Всего было произведено 16 пробных перечетов, из которых один был сделан в насаждении I бонитета, 7 — в насаждении II бонитета, 2 — в III. На выломке II бонитета была заложена 1 пробная площадь, на выломке III бонитета — 3. Кроме того, заложены по одной пробной площади в молодняке II бонитета и в насаждении песчаного саксаула. Всего в перечет попало более 1600 деревьев саксаула и 160 из них было выкопано, расчленено и обмерено. Большинство измерений не требовало статистической обработки.

ИЗМЕНЕНИЕ СОСТОЯНИЯ САКСАУЛА С ВОЗРАСТОМ

После обработки пробных площадей, в процессе которой были вычислены процентные отношения различных категорий состояния деревьев, в избранных группах возраста оказалось возможным проследить изменение состояния саксаула в связи с возрастом. Результаты обработки изображены на диаграммах, которые представлены на рис. 2. На этих диаграммах условными знаками показано соотношение количеств деревьев различного состояния в определенных возрастных группах.

Насаждения саксаула I бонитета характеризуются наилучшим ростом, поэтому естественно ожидать, что состояние их окажется наилучшим. Действительно, в сравнении с другими (рис. 2, а) в этом насаждении имеется наибольшее количество внешне здоровых деревьев. До 10 лет — 88% деревьев не имеют признаков внешнего ослабления, но остальные деревья этого возраста — мертвые. К 20 годам количество внешне здоровых деревьев снижается до 59%, у 35% появляются сухобочины, но кроны остаются здоровыми. Отмершие и частично сухокронные деревья составляют всего 6%. С увеличением возраста умень-

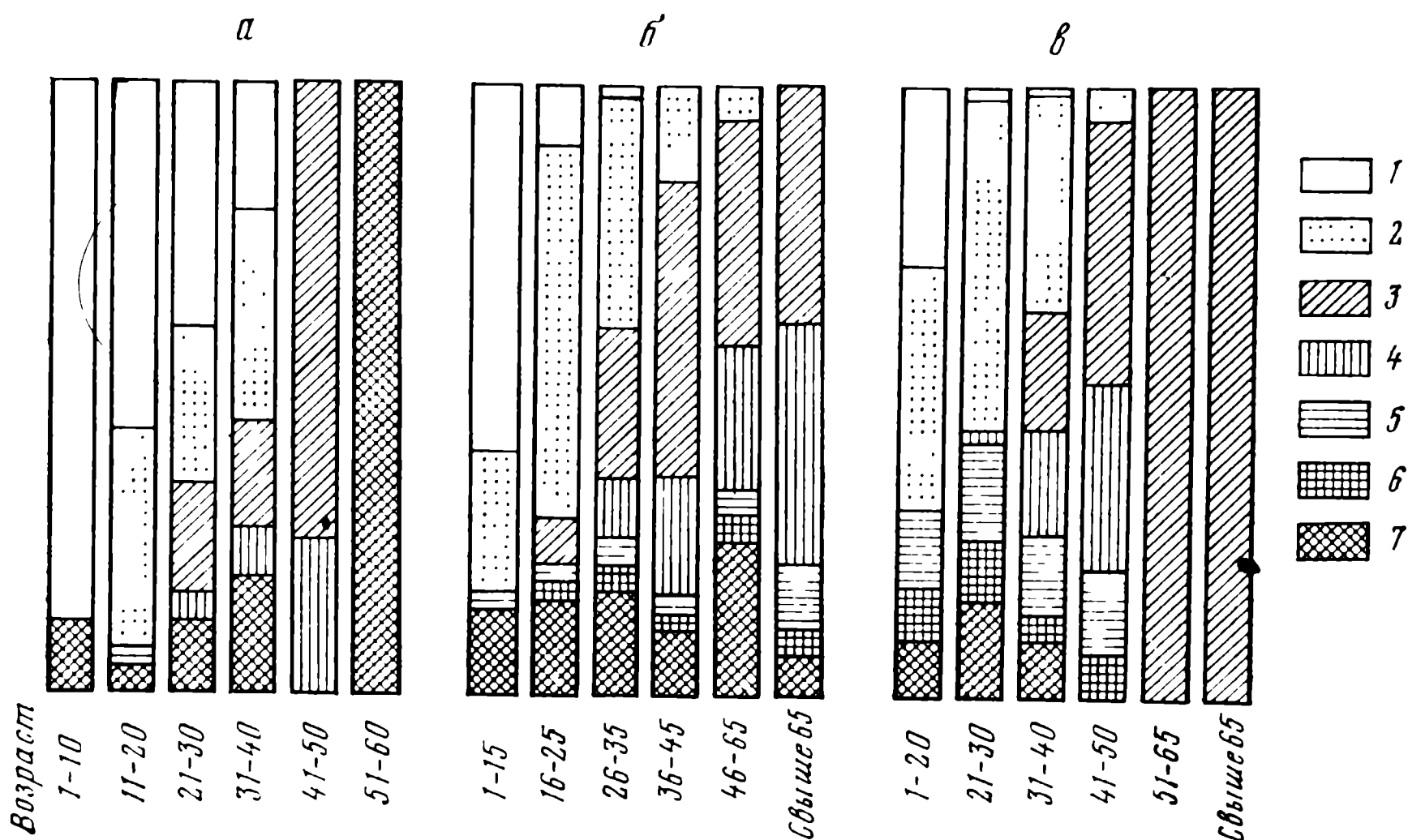


Рис. 2. Состояние различных возрастных групп в насаждении саксаула

1 — здоровые деревья; 2 — имеются сухобочины; 3 — дуплистые деревья; 4 — разваленные стволы; 5 — частично сухокронные деревья; 6 — отмирающие деревья; 7 — мертвые; а — I бонитет; б — II бонитет; в — III бонитет

шается количество внешне здоровых деревьев и увеличивается количество дуплистых, разваленных и отмерших. Среди деревьев старше 40 лет нет внешне здоровых. Самые крупные деревья (старше 50 лет) оказались мертвыми. Это явление наблюдается только в насаждениях I бонитета, в прирусловой зоне, как говорилось выше, связывается с колебаниями грунтовых вод. В результате этого максимальный возраст живых деревьев в I бонитете оказался ниже, чем в других условиях. Обращает на себя внимание отсутствие отмирающих деревьев.

В наиболее распространенных насаждениях II бонитета внешне здоровых деревьев несколько меньше. После 25 лет (в возрастной категории 26—35 лет) их остается не более 2%. Деревья с сухобочиной, но здоровой кроной преобладают в возрасте от 16 до 35 лет, в более старом преобладают дуплистые и разваленные деревья. Усохшие и усыхающие деревья встречаются во всех возрастных категориях, их количество колеблется от 15 до 21%. Увеличения степени усыхания с увеличением возраста не наблюдается.

В саксаульниках III бонитета деревья внешне здоровые отмечались в основном в возрастной категории не старше 20 лет, в более старших их количество ничтожно. Быстрее, чем в насаждениях II бонитета, исчезают также деревья со здоровой кроной и сухобочиной. После 40 лет, так же как и в других бонитетах, преобладают разваленные и дуплистые деревья. Сухостоя и от-

мирающих деревьев здесь больше всего в возрастной категории 21—30 лет (35%). Это несколько больший отпад, чем в других условиях произрастания, причем здесь характерно более интенсивное отмирание именно в молодом возрасте, в то время как в более высоких бонитетах отмирание идет либо равномерно по всем возрастным категориям (II бонитет), либо увеличивается с возрастом (I). В третьем же бонитете отмершие деревья старше 51 года вообще не попали в перечень. В III бонитете меньше разваленных деревьев, это — результат меньших размеров деревьев.

Ломки саксаула производились большей частью бессистемно. В первую очередь выламывались деревья, наиболее подходящие для транспортировки, — крупные и полнодревесные. В зависимости от метода добычи саксаул либо обламывался у корневой шейки, либо вытаскивался с корнем. У молодых сломанных деревьев от корневой шейки идет обильная поросль, у старых этого не наблюдается. На выломке остается некоторое количество деревьев: часто это мелкие кустообразные деревья, частично выломанные развалины и даже особо крупные деревья, выкорчевать которые не удалось. Остается и часть молодняка, избежавшая случайной ломки. Несмотря на то, что возрастная структура на выломках нарушена, общие закономерности отмирания саксаула в различных возрастных категориях сохраняются (рис. 3, а, б). В первую очередь это касается относительно равномерного отмирания саксаула во всех возрастных категориях во II бонитете и более интенсивного отмирания в молодом возрасте в III. Катастрофического отмирания саксаула на выломках не наблюдается. Чрезвычайно распространены сухобочины на стволах от повреждений скотом и ошмыгов при заготовках.

На месте сплошной выломки образуются участки молодняка, частично семенного, частично порослевого происхождения. На рис. 3, в показано состояние этого молодняка. Заметно, что отмирание крайне невелико. Очень широко распространены у самых молодых деревьев ошмыги скотом, которые впоследствии становятся сухобочинами. Таким образом повреждено около 80% деревьев.

Нам представилась возможность произвести перечень в насаждении с преобладанием белого саксаула. Определить его возраст не представляется возможным, так как ход роста его никто не изучал. Поэтому результаты обработки представлены не по категориям возраста, а по ступеням толщины. Несомненно, что меньшим диаметрам здесь соответствует меньший возраст, а большим — больший, но точное его значение не известно. Оказалось, что (рис. 4) в категориях толщины 4,8 и 12 см, а также у поросли свыше 50% деревьев имеют здоровые кроны. Оставшаяся часть древостоя имеет те же признаки последовательного ослабления, что и черный саксаул. Здесь наблюдаются и дуплистые растения и «развалины». Сухокронные и отмершие деревья

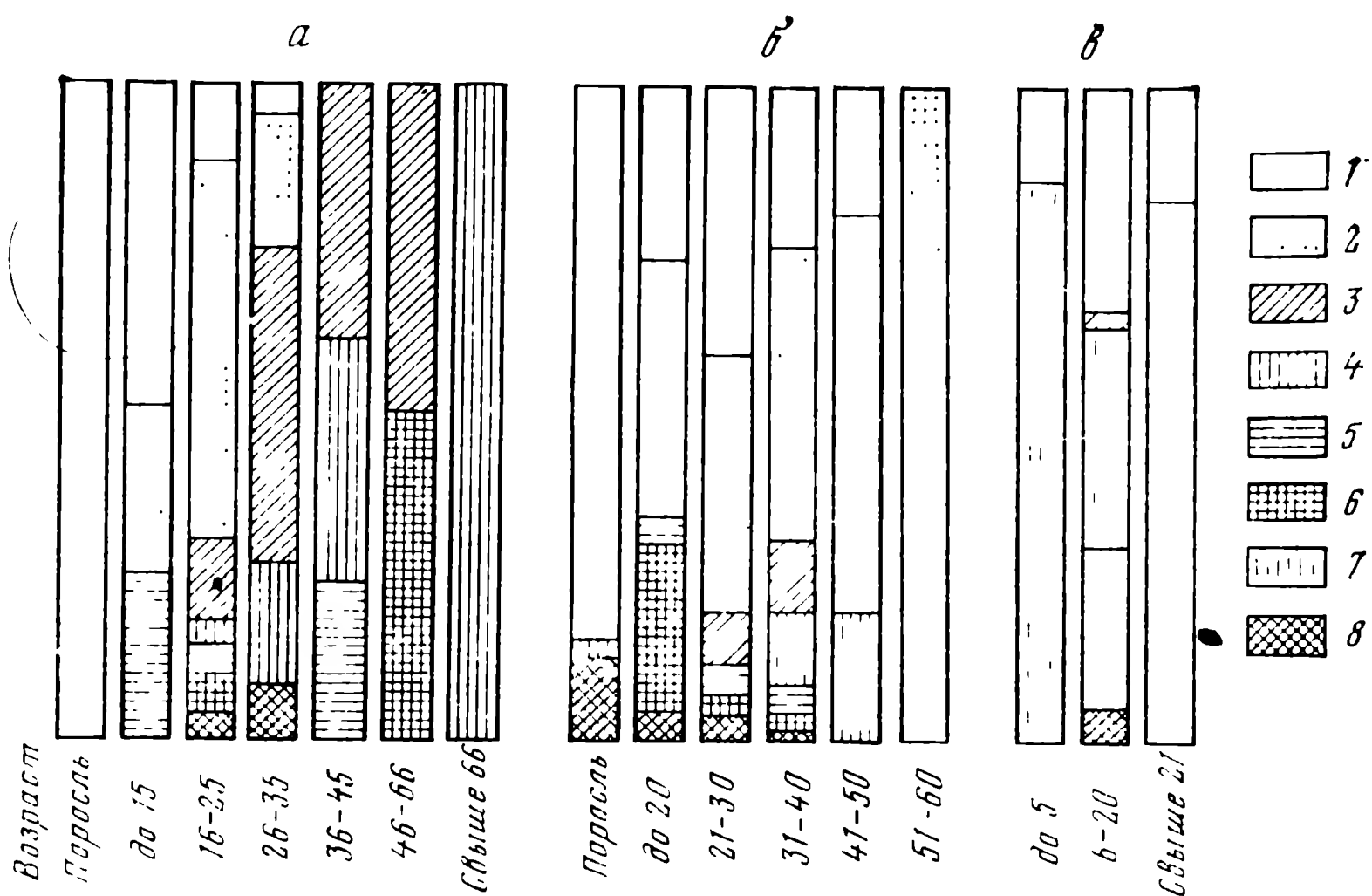
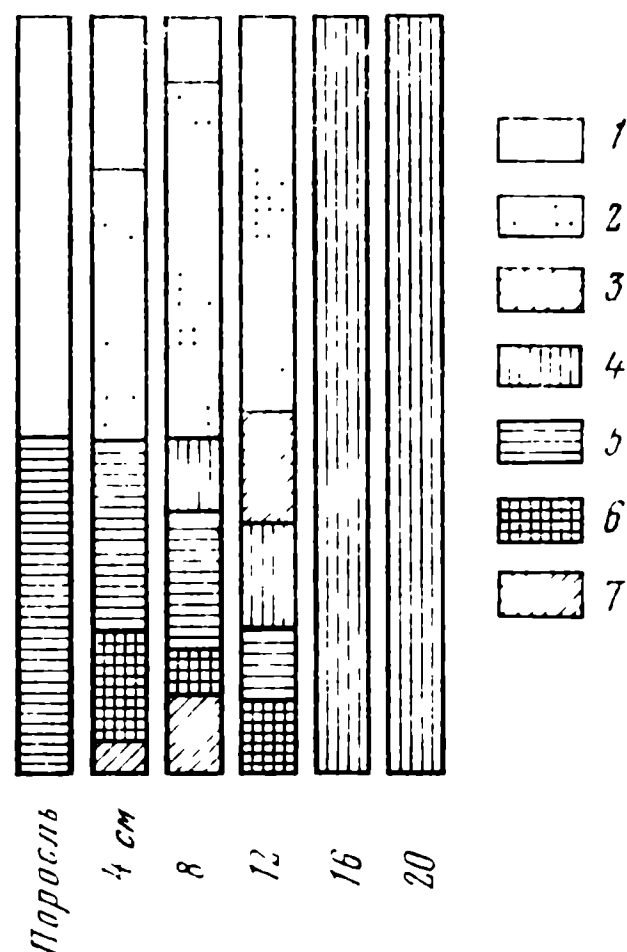


Рис. 3. Состояние различных возрастных групп саксаула на выломках

1 — здоровые деревья; 2 — имеются сухобочины; 3 — дуплистые деревья; 4 — разваленные стволы; 5 — частично сухокронные деревья; 6 — отмирающие деревья; 7 — поврежденные скотом; 8 — мертвые; а — бонитет; б — III бонитет; в — молодняк

Рис. 4. Состояние групп деревьев различного диаметра в насаждении белого саксаула

Обозначения 1—7 — те же, что на рис. 3



имели преимущественно малые диаметры (4—8 см), а среди более толстых (старых) усыхающих было меньше, сухостой же не попал в перечень. Таким образом, отпад белого саксаула происходит в основном в молодом возрасте, т. е. таким же образом, как и в насаждениях черного саксаула III бонитета.

РОЛЬ СТОЛОВЫХ НАСЕКОМЫХ В ПРОЦЕССЕ ОТМИРАНИЯ САКСАУЛА

Самый предварительный анализ модельных деревьев показывает, что стволовые насекомые широко распространены в саксаульниках. В табл. 2 представлены результаты обработки наи-

Таблица 2

Общая заселенность стволовыми насекомыми модельных деревьев саксаула различного возраста в насаждениях II бонитета

Степень заселения	Возраст					Средняя зара- женность всех возрастов
	до 15 лет	16—25	26—35	36—45	46 и выше	
Без признаков заселения	9/69	11/40	5/38	2/25	0/0	27/37
Заселенное	3/23	8/28	4/31	2/25	5/50	22/31
Покинутое	1/8	9/32	4/31	4/50	5/50	23/32
Всего	$\frac{13}{100}$	$\frac{28}{100}$	$\frac{13}{100}$	$\frac{8}{100}$	$\frac{10}{100}$	$\frac{72}{100}$

П р и м е ч а н и е. В числителе—число особей; а знаменателе—процент от общего числа особей.

более представительной однородной выборки, в которую были сгруппированы все модели, взятые в не тронутых ломками насаждениях II бонитета.

В среднем, как видно из табл. 2, лишь 37% деревьев в саксауловых насаждениях не были заселены или не носили следов поселения стволовых насекомых в прошлом. И хотя это были преимущественно молодые деревья, все же в возрастной группе моложе 15 лет 23% были заселены и одно дерево, живое, уже покинуто. По мере увеличения возраста степень заселения модельных деревьев возрастает, и после 45 лет все деревья были либо заселены, либо уже покинуты насекомыми. Покинутые насекомыми деревья в данном случае остаются жизнеспособными.

Из 10 моделей, взятых в насаждениях I бонитета, только 2 не были заселены, и это были деревца не старше 15 лет. Заселены были три дерева соответственно 16, 32 и 50 лет. Остальные 5 деревьев были уже покинуты насекомыми, но продолжали жить. Эти деревья — преимущественно малых диаметров и возраст их не превышал 23 лет.

Из 20 моделей, взятых в насаждениях III бонитета, только 5 (25%) не были заселены, возраст их не превышал 28 лет. Живые личинки были найдены в 7 моделях (35%), а 8 деревьев были покинуты. Возраст последних двух категорий был различен — от 10 до 50 лет. Приведенные примеры показывают, что особенности, отмеченные на крупной выборке во II бонитете, в общих чертах наблюдаются и на моделях, взятых в других условиях произрастания. Практически ни одно дерево не избегает заселения стволовыми насекомыми, и заселение начинается в молодом возрасте. Заселение не означает обязательного отмирания дерева, значительная часть деревьев, покинутых насекомыми, продолжает жить.

В насаждениях белого саксаула проявилась та же закономерность, здесь из 10 взятых моделей 3 были не заселены, 4 заселены, а 3 — покинуты. Здоровые деревца были меньше 6 см в диаметре, заселенные — больше.

Модели, взятые на выломках в саксаульниках, показали, что интенсивность и характер заселения оставшихся деревьев мало отличается от нетронутого насаждения. Так, на выломке II бонитета из 14 моделей 4 (29%) были не заселены, причем все они были не старше 15 лет, 10 более старых (от 16 до 60 лет) деревьев были заселены. Покинутых деревьев не было.

На выломках III бонитета из 30 моделей не были заселены 12 (40%), в 8 (27%) деревьях обитали живые личинки, а 10 (33%) были уже покинуты. Возраст незаселенных деревьев был различным, но основная масса их была не старше 20 лет.

В молодняке II бонитета со средним возрастом 14 лет, из 10 моделей только одна имела следы поселения златки, остальные деревья не были заселены.

РОЛЬ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ СТВОЛОВЫХ НАСЕКОМЫХ В ОТМИРАНИИ САКСАУЛА

Из большого количества насекомых, которые отмечались когда-либо на саксауле (Нурмуратов, 1971—288 видов) только очень небольшая группа питается тканями ствола и корня. Для того чтобы выяснить роль различных видов насекомых в процессе отмирания саксаула, был произведен анализ модельных деревьев, который заключался в подсчете встречаемости личинок и их ходов как в целом для всех заселенных моделей, так и в возрастных группах, выделенных из всей совокупности. Нами были обнаружены следующие виды насекомых: хрущ (навозник) (*Pentodon minutus* Rtt.); древоед (*Dromacolus moravitzii* Sem.); кроновая саксауловая златка (*Sphenoptera punctatissima* Rtt.); зеленая саксауловая златка (*Sphenoptera rotanini* B. Jac.); туркменский дровосек (*Turcmenigena varentzovi* Megl.); бабочки-древоточцы [большой саксауловый (*Holcocerus campicola* Ev.), корневой саксауловый (*H. inspersus* Ch.)].

Как показал анализ, роль этих насекомых в процессе отмирания саксаула различна. За основу для выводов были взяты результаты анализа наибольшей однородной совокупности — группы моделей, взятых в насаждениях II бонитета. Как говорилось выше, из 72 моделей, составлявших эту выборку, 45 были заселены или носили следы поселения в прошлом. На 42 моделях можно было определить видовую принадлежность насекомых. Распределение этих моделей по возрастным группам и видам поселившихся на них насекомых дается в табл. 3.

Оказалось, что златка *Sphenoptera punctatissima* была наиболее распространена, ею было заселено 42% моделей. Этот вид широко распространен и в саксаульниках центральных Караку-

Таблица 3

Встречаемость основных стволовых насекомых в насаждениях саксаула II бонитета в различных возрастных группах, % от количества заселенных моделей

Насекомое	Возрастные группы			Общая встречаемость
	до 20 лет	21—50 лет	свыше 50 лет	
<i>Sphenoptera punctatissima</i>	23	48	63	42
<i>Sphenoptera potanini</i>	62	38	13	38
<i>Turcmenigena varentzovi</i>	31	24	55	33
<i>Holcocercus campicola</i>	8	33	11	21
<i>Pentodon minutus</i>	—	7	55	14
<i>Dromaeolus moravitzii</i>	8	—	22	7

мов (Ягдыев, 1975). Заселение происходит обычно через развилку ветвей и через прорости на стволе. Считается, что развитие личинок продолжается около трех лет. Ходы, прокладываемые во внутренней части ветвей, обычно извилисты и забиты буровой мукой. На поперечном разрезе заметна тенденция следовать вдоль колец древесины. Заселение дерева может происходить неоднократно, наибольшая плотность поселения составила 9 личинок на дерево, на этом дереве было 14 летних отверстий этой же златки. Как видно из табл. 3, в более старших возрастных группах количество деревьев, заселенных личинками златки, увеличивается. Ветви, заселенные златкой, постепенно отмирают и обламываются, мы не наблюдали гибели крупных деревьев, единственной причиной которой можно было бы назвать поселение кроновой златки, но встречались деревья, крона которых изрежена в результате ее деятельности.

Нами были обнаружены поселения этой златки на деревцах диаметром в 1,7 см, т. е. едва достигших 4 лет. Очевидно, начиная с этого предела, златка может поселяться на ветвях саксаула любого возраста.

Из всех стволовых насекомых, живущих на саксауле, кроновая златка — единственная, которая живет в надземной части, все другие обитают либо в корне, либо в комле.

Из корневых вредителей наиболее распространена зеленая саксауловая златка (*Sphenoptera potanini* В. Яс.). Среди заселенных моделей она отмечалась на 38% деревьев. Ходы этой златки обычно продольные, слегка извилистые, заполненные мелкой, часто оранжевой буровой мукой, длиной до 40 см. Нами отмечались чаще всего единичные личинки, зачастую при наличии 4—5 старых ходов и летных отверстий. Изредка встречались и одновременные поселения (до 4 штук).

Среди модельных деревьев не старше 20 лет 62% было заселено, причем половина имела живых личинок златки, половина

была уже покинута ею. В более старших возрастах (21—50 лет) заселенное дерево было только одно (27 лет), а 38% были уже покинуты. Ходы златки, очевидно, разрушаются гнилью и другими насекомыми, и поэтому на 9 деревьях старше 50 лет был найден только один ход. Живые личинки были обнаружены на моделях не моложе 11 и не старше 27 лет, т. е. заселение саксаула зеленой саксауловой златкой происходит в ограниченный период его жизни.

Другой корневой вредитель — туркменский дровосек — встречался на 33% заселенных деревьев. Ходы его длиной до 70—80 см начинаются в комлевой части не выше 30 см от корневой шейки. Они заполнены рыхлой и грубой буровой мукой. Личинки могут развиваться как в здоровой, так и в слегка затронутой гнилью ткани корня. Самое молодое дерево, заселенное усачом, имело возраст 6 лет, самое старое было старше 65, в этих деревьях были личинки, а в остальных были только покинутые ходы. Поселение усача таким образом происходит в любое время жизни саксаула, за исключением самых ранних лет.

Гусеницы бабочек-древоточцев — большого саксаулового (*Holcosegus campicola* Ev.) и корневого саксаулового (*H. inspersus* Ch.), а также покинутые ими ходы были обнаружены у 21% заселенных деревьев (рис. 5). Первый вид встречался намного чаще, второй был встречен всего 2 раза. Они прогрызали крупные, очищенные от буровой муки ходы в области комля, корневой шейки и прилегающих к ним расширенных частей корня. В ряде случаев встречались гусеницы различных возрастов, это говорит о том, что возможно многократное поселение вредителя.

Мы не встретили деревьев, усыхание которых можно было бы целиком отнести за счет деятельности древоточцев, но имеются указания (Парфентьев, 1958) на большой вред, приносимый ими саксаулу. Самое молодое дерево, заселенное древоточцем, имело возраст 18 лет, наибольшее число деревьев, зараженных древоточцами, было отмечено в возрастной группе от 21 до 50 лет (33% деревьев здесь было заражено древоточцами).

Навозник *Pentodon minutus* Rtt. активно повреждал корни саксаула. Личинки этого жука могли выгрызть каверны в корнях, находясь либо с внешней стороны, либо внутри дупла. Было хорошо заметно, что они не удовлетворяются гнилыми и отмершими частями корня, а повреждают и здоровые живые части. О вредной деятельности этого жука пишет А. Ягдыев (1975), отводя ему активную роль в увеличении ветровала в саксаульниках Каракумов. Как видно из табл. 3, личинки навозника отмечались на 14% зараженных моделей. Повреждались навозником преимущественно деревья старше 50 лет. Относительно редко, в гнилых тканях корня, встречались живущие большими группами личинки древоеда (*Dromaeolus moravitzii* Sem.). Они отмечались как на молодых, так и на старых деревьях.



Рис. 5. Гусеница большого саксаулового древоточца в древесине саксаула

Так обстоит дело с заселением саксаула в насаждениях II бонитета. В насаждении I бонитета было взято всего 10 моделей. В большинстве случаев особенности заселения их насекомыми совпадают с особенностями основной группы. Так, кроновая саксауловая златка встречается и на молодых (до 20 лет) и на старых (свыше 50 лет) деревьях, зеленая саксауловая златка была найдена на деревьях 10—30 лет, туркменский усач — на деревьях 20 и 40 лет, древоточцы заселяли деревья 20—50 лет.

Несколько иначе выглядело заселение моделей, взятых в насаждениях III бонитета. Здесь из 15 заселенных моделей 8 (53%) были заселены кроновой саксауловой златкой, причем все эти модели принадлежали к категории возраста 21—50 лет. Зеленая саксауловая златка заселяла деревья от 10 до 37 лет, а туркменский усач от 20 до 50 лет. Древоточец был найден только на одной модели 37 лет, а личинки навозника повреждали преимущественно молодые и средневозрастные деревья. Эти особенности можно частично объяснить меньшими размерами деревьев в III бонитете, а также недостатком деревьев — «развалин», в результате чего навозник вынужден селиться не в дупле, а у внешней стороны корня, а поэтому он не проявлял предпочтения старшим возрастам.

Как говорилось выше, на ломках II бонитета степень зараженности деревьев близка к средней зараженности нетронутых массивов. Анализ моделей показывает, что заселенные модели более «плотно» заселены разными видами. Так, кроновая саксауловая златка встречалась здесь на 90% заселенных моделей, зеленая саксауловая — на 40%, древоточцы — на 60%, навозник —

на 40. Предпочтение насекомыми определенного возраста саксаула здесь сохраняется.

Менее четко описанное явление заметно на ломках III бонитета. Здесь кроновая саксауловая златка заселяет 44%, зеленая — 66%. Туркменский усач поселился на 44% моделей, а древоточцы — на 5. Здесь хорошо заметно лишь то, что древоточцы предпочитают более высокие бонитеты, так как и на выломках и в нетронутых массивах III бонитета они встречались на 7—5%, что намного реже, чем аналогичных станциях II бонитета (21, 60%).

Итак, несмотря на некоторые различия, заселение саксаула в разных условиях произрастания происходит практически одинаково. Происходит род сукцессии различных видов, причем в ряде случаев поселение одних видов предопределяется поселением других. Рассматривая изменение характера заселения стволовыми насекомыми саксаула совместно с изменением его внешнего облика, можно выделить несколько периодов жизни этого дерева.

В первый период стволовые вредители не заселяют саксаул. В зависимости от темпов роста этот период продолжается 4—10 лет. Смертность саксаула в этот период очень велика, но зависит не от стволовых насекомых. Второй период в жизни саксаула начинается со времени наступления возможности поселения стволовых насекомых (примерно 10 лет) и до образования ясно видимого дупла (около 30 лет). В течение этого периода у большинства деревьев происходит поселение либо зеленой саксауловой златки, либо туркменского усача. При поселении часто отмирает один побег, осевой или боковой. Отмерший побег, «пасынок», наблюдался у большинства моделей среднего возраста. По мере роста ствола пасынок выкрашивается, обрастает тканями, но у значительной части деревьев он дает начало гнили и более или менее развитому дуплу. В этом дупле создаются условия для поселения ряда беспозвоночных, среди которых имеются и древоточцы. Они расширяют дупло и способствуют развалу дерева (рис. 6). Это явление у большинства деревьев происходит в период от 30 до 50 лет. С 50 лет начинается неопределенно долгий старческий период жизни саксаула. Появляются особо благоприятные возможности для поселений личинок навозника (рис. 7). Ветви своим основанием ложатся на землю, а концы их приподнимаются вверх. Ствол продолжает расти в толщину. Со временем энергия роста саксаула сокращается и потребление тканей обгоняет рост. На ветвях продолжает селиться кроновая златка, вызывая отмирание ветвей. Количество живых ветвей сокращается, отмирает и комель. Зачастую на ветви остается один живой ремень, который связывает несколько живых разветвлений с какой-то частью корня. Отмирающие ветви ложатся на землю в виде характерной «звезды» из мертвых ветвей. На мертвой древесине никто не поселяется.



Рис. 6. Комлевая часть саксаула с разваленным стволом, разрубленная вдоль оси дерева



Рис. 7. Личинка навозника в корне саксаула

Изложенная схема описывает изменение состояния саксаула, достигшего глубокой старости. Большинство деревьев не доживает до такого состояния, а гибнет на какой-либо из предыдущих стадий. Гибель эта может быть вызвана деятельностью насекомых в сочетании с суровыми условиями роста, но никогда гибель дерева не является необходимостью для развития насекомых. В этом сообществе стволовых насекомых, живущее на саксауле, резко отличается от подобных сообществ отмирающих деревьев средней полосы. Зная о том, что внешний облик обычного дерева саксаула во многом зависит от деятельности насекомых, живущих на нем, мы в то же время очень мало можем сказать о том, как выглядело бы крупномерное дерево, не испытывавшее воздействия насекомых. Таких деревьев в районе обследования встречено не было, хотя и имелись отдельные экземпляры, избежавшие заселения зеленой саксауловой златкой и древооточцами. Таким было дерево, послужившее моделью 7 на пробной площади 12 (выломка около пос. Баканас). Это мощное дерево с хорошо сформированным стволом, высотой 5 м и с диаметром 28 см (возраст — 55 лет). Хотя ветви его были поражены гнилью и сильно заселены кроновой златкой, дупло отсутствовало, а крона имела правильную форму. Дерево было оставлено на лесосеке заготовителями, так как его не удалось выкорчевать тросом.

ВЫВОДЫ

1. По своим анатомо-морфологическим особенностям саксаул резко отличается от обычных деревьев. Это обстоятельство влияет на характер заселения его стволовыми насекомыми, в частности позволяет насекомым закончить цикл развития на живом дереве, не убивая его.

2. Стволовые насекомые в саксаульниках Прибалхашья распространены настолько широко, что практически ни одно дерево в течение жизни не избегает хотя бы однократного заселения.

3. Поселение стволовых насекомых на саксауле происходит в виде своеобразной сукцессии, при которой поселение одних видов (большая саксауловая златка, туркменский усач) делает возможным поселение последующих видов (бабочки-древоточцы, навозник).

4. Поселение стволовых насекомых в значительной мере формирует внешний облик ствола и ветвей саксаула, что в конечном счете влияет и на его продуктивность.

Л и т е р а т у р а

- Арциховский В. М. Рост саксаула и анатомическое строение его ствола.— Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции, 1928, 19, № 4, с. 287—358.
Арциховский В. М. Физиология репетекских псаммофитов.— Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. Серия 1-я. Л., 1933, № 1, с. 11—48.
Георгиевский А. Б. К вопросу о приросте черного саксаула.— Проблемы освоения пустынь, 1974, № 3, Ашхабад: Ылым, с. 62—63.

- Кравцев Б. И.* Грибные болезни саксаула.— Тр. Ин-та ботаники АН КазССР. Алма-Ата, 1955, 2, с. 116—189.
- Костин И. А.* Жуки дендрофаги Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1973.
- Костин И. А.* Биологические особенности дендрофильных насекомых пустынной зоны.— Изв. АН КазССР. Серия биол., 1977, № 3, с. 37—41.
- Леонтьев В. Л.* Саксауловые леса пустыни Каракум. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954.
- Литвинова А. А.* Низовья реки Или. Климат.— В кн.: Илийская долина, ее природа и ресурсы, 1963. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, с. 233—237.
- Мамаев Б. М.* Галлообразующие насекомые саксауловых лесонасаждений.— В кн.: Насекомые как компоненты биогеоценоза саксаулового леса. М.: Наука, 1975, с. 61—82.
- Мариковский П. И.* Обзор насекомых, вредящих саксаулам.— Тр. Ин-та зоологии и паразитологии АН КиргССР, 1955, вып. 3, с. 111—134.
- Никитин С. А.* Древесная и кустарниковая растительность пустынь СССР. М.: Наука, 1966.
- Нуннаев А. Н., Вейисов С. В.* К вопросу о естественном отмирании черного саксаула в Кара-Кумах.— Изв. АН ТуркмССР. Серия биол., 1965, № 4, с. 71—75.
- Нурмуратов Т.* Насекомые — вредители саксаула: Автореф. дис... канд. биол. наук. Алма-Ата. Отд. биол. наук АН ТССР, 1971.
- Парфентьев В. Я.* Вредители саксаула в Южном Прибалхашье.— Тр. НИИ защиты растений. Уральск, 1958, 4, с. 129—141.
- Пашковский К. А.* К оценке существующих способов определения возраста саксаула.— Докл. Каз. АСХН, 1958, вып. 4, с. 3—9.
- Потоцкая В. А.* Современное состояние исследований по энтомоценозам пустынь.— В кн.: Насекомые как компоненты биогеоценоза саксаулового леса. М.: Наука, 1975, с. 8—22.
- Синадский Ю. В.* Дендрофильные насекомые пустынь Средней Азии и Казахстана и меры борьбы с ними. М.: Наука, 1968.
- Ягдыев А. Я.* Стволовые вредители саксаула в Туркмении.— Проблемы освоения пустынь, 1975, № 3, с. 89—91.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Нечаева Н. Т. Реакция пастбищной растительности на выпас скота в пустынях Средней Азии	5
Абатуров Б. Д. Особенности трофических взаимодействий типа «фитофаги — растения» в экосистемах пастбищ	31
Рафес П. М. Об экологической нише растительноядных лесных членистоногих	43
Линдеман Г. В. Древоядные насекомые в лесных сообществах	63
Иерусалимов Е. Н. Компенсационные процессы в насаждении, поврежденном листогрызущими насекомыми	74
Кузнецов Г. В. Роль копытных в лесных экосистемах (некоторые итоги и перспективы исследований)	88
Абатуров Б. Д., Ракова М. В., Середнева Т. А. Воздействие малых сусликов на продуктивность растительности в полупустыне	111
Середнева Т. А., Абатуров Б. Д. Воздействие степных сурков на продуктивность растительности в степях Украины	128
Иерусалимов Е. Н., Васьков Е. Л. Роль насекомых в процессе отмирания саксаула с возрастом в Прибалхашье	142

УДК 633.2.033 : 581.526.53(575)

Нечаева Н. Т. Реакция пастбищной растительности на выпас скота в пустынях Средней Азии.— В кн.: Фитофаги в растительных сообществах. М.: Наука, 1980, с. 5—30.

Изучены особенности и степень поедаемости в зависимости от биоморфы растения, фаз развития и сезонов года. Представлен пастбищный рацион овец по сезонам года, его состав и питательность. Освещено влияние на пастбища выпаса овец разной интенсивности в различные сезоны года. Определена оптимальная нагрузка и смена сезонов при выпасе (пастбищеоборот), обуславливающие сохранность пастбищ. Изучена реакция пастбищ на длительный заповедный режим. Оценена роль выпаса как управляемого фактора в сохранении пастбищ и борьбе с опустыниванием.

УДК 591.531.1 581.55.009.0(633.2.033)

Абатуров Б. Д. Особенности трофических взаимодействий типа «фитофаги — растения» в экосистемах пастбищ.— В кн.: Фитофаги в растительных сообществах. М.: Наука, 1980, с. 31—42.

Фитофаги способны использовать в пищу лишь часть запасов растительного корма, при этом предельное использование не превышает 60% надземной фитомассы. Различные фитоценозы отличаются неодинаковой устойчивостью к отчуждению фитомассы. Те из них, которые формируются при постоянном воздействии фитофагов, способны выдерживать значительное изъятие, тогда как при отсутствии фитофагов (например, в заповедниках) формируются фитоценозы, не выдерживающие даже незначительного изъятия. Предельное изъятие, которое выдерживает растительный покров без ущерба своей продуктивности, составляет 70—75% надземной массы. Эта величина больше, чем способны использовать животные-фитофаги. Очевидно, в пастбищных экосистемах фитофаги по этой причине обычно не могут снизить продуктивность фитоценоза, которая целиком определяется ресурсами среды. Такой же характер взаимодействия свойствен отношениям «хищник — жертва».

Табл. 3, библиогр. назв. 28.

УДК 577.47 : 591.531 : 595.2 : 581.526.42

Рафес П. М. Об экологической нише растительноядных лесных членистоногих.— В кн.: Фитофаги в растительных сообществах. М.: Наука, 1980, с. 43—62.

Сопоставлено понятие экологической ниши с принципом сложения трофических связей и определением иммунитета. Показана сопротивляемость объектов питания своим потребителям. Подчеркнута коэволюция фитофага и кормового растения. Выявлена зависимость колебаний плотности популяций растительноядных лесных членистоногих от их взаимодействий с растительностью.

Илл. 3, библиогр. назв. 23.

УДК 591.531.12 : 595.7 : 581.526.42

Линдеман Г. В. Древоядные насекомые в лесных сообществах.— В кн.: Фитофаги в растительных сообществах. М.: Наука, 1980, с. 63—73.

Взаимоотношения насекомых-ксилофагов («стволовых вредителей») и дерева определяются неспособностью этих насекомых развиваться на здоровых деревьях, т. е. свойством, неизбежно возникающим при совместной эволюции дерева и ксилофага. Численность стволовых вредителей в лесу определяется числом пригодных для поселения ослабленных деревьев, которое обычно зависит от модифицирующих факторов, и плотностью заселения этих деревьев, зависящей в значительной степени от регулирующих факторов. Кроме того, возможны всплески, где между численностью ксилофага и числом ослабленных деревьев возникает положительная обратная связь (ксилофаги сами ослабляют деревья и затем их заселяют). Массовые размножения стволовых вредителей всегда ускоряют сукцессии лесных биогеоценозов (катастрофические, климатические, антропогенные, редко — зоогенные, вызванные самими стволовыми вредителями).

Библиогр. назв. 18.

УДК 595.768 : 581.524.425.001.5

Иерусалимов Е. Н. Компенсационные процессы в насаждении, поврежденном листогрызущими насекомыми.— В кн.: Фитофаги в растительных сообществах. М.: Наука, 1980, с. 74—87.

В смешанных лесных насаждениях при повреждении листвы одной из пород листогрызущими насекомыми улучшаются условия роста неповреждаемых деревьев и кустарников. Это ведет к тому, что их усиленный прирост компенсирует потери прироста повреждаемой породы. Сходное явление наблюдается и в однопородных насаждениях, где увеличение прироста после окончания действия очага компенсирует потери прироста от повреждения.

Таблица, илл. 3, библиогр. назв. 19.

УДК 581.526.42 : 599.6

Кузнецов Г. В. Роль копытных в лесных экосистемах (некоторые итоги и перспективы исследований).— В кн. Фитофаги в растительных сообществах. М.: Наука, 1980, с. 88—110.

Работа посвящена проблеме взаимоотношений диких копытных и лесной растительности. Обсуждаются два подхода при решении этой проблемы. Показано, что изучение продуктивности растительности является количественной оценкой воздействия копытных на лесную растительность. Различная степень повреждения копытными деревьев и кустарников служит лишь качественной характеристикой влияния копытных на растительность. Предлагается при хозяйственном подходе использовать огораживание лесных посадок как наиболее эффективный метод защиты от копытных. Экосистемный способ эксплуатации направлен на комплексное рациональное использование почти всей годичной биологической продукции (охотничья продукция, лекарственные травы и т. д.).

Подчеркивается важность поддержания оптимального уровня численности копытных в соответствии с кормовыми ресурсами среды.

Табл. 4, библиогр. назв. 70.

УДК 599.322.2 58.07.002.6

Абатуров Б. Д., Ракова М. В., Середнева Т. А. Воздействие малых сусликов на продуктивность растительности в полупустыне.— В кн.: Фитофаги в растительных сообществах. М.: Наука, 1980, с. 111—127.

В полупустыне Северного Прикаспия малые суслики (*Citellus pygmaeus*) отчуждают в разные годы 14—36% урожая растительности всей территории и 13—56% в отдельных ассоциациях. Более половины отчуждаемой массы составляют кормовые остатки. Продуктивность растительности при этом не меняется. Несколько изменяется соотношение видов: уменьшается масса наиболее предпочитаемых растений и увеличивается масса менее поедаемых. Продуктивность растительности в естественных условиях определяется запасами влаги в почве и не зависит от сусликов.

Табл. 8, илл. 1, библиогр. назв. 21.

УДК 599.322.2 : 58.07.002.6 : 581.526.53

Середнева Т. А., Абатуров Б. Д. Воздействие степных сурков на продуктивность растительности в степях Украины.— В кн.: Фитофаги в растительных сообществах. М.: Наука, 1980, с. 128—141.

Излагаются результаты исследований изменения запаса и продукции растительности под прямым (трофическим) влиянием сурков (*Marmota bobac*), а также реакции растительного покрова на изъятие части фитомассы сурками. Исследования проводились в заповеднике «Стрельцовская степь» и его окрестностях (Ворошиловградская обл.).

Установлено, что продукция растительности в пределах кормовых участков сурков снижается на 21—35%, что по отношению ко всей территории составляет 1—3%. Указанные потери продукции обусловлены исключительно потреблением растительной массы сурками. Делается вывод, что изъятие сурками 20—44% фитомассы не только не оказывает заметного отрицательного влияния на продуктивность растительности, но даже может способствовать ее увеличению. Кормовая ценность травостоя при этом не снижается.

Табл. 5, илл. 1, библиогр. назв. 12.

УДК 595.7 : 591.553(252)

Иерусалимов Е. Н., Васьков Е. Л. Роль насекомых в процессе отмирания саксаула с возрастом в Прибалхашье.— В кн.: Фитофаги в растительных сообществах. М.: Наука, 1980, с. 142—163.

На примере саксаульников Прибалхашья прослежено взаимодействие комплекса стволовых и корневых насекомых с саксаулом. Стволовые насекомые широко распространены в саксаульниках, и ни одно дерево здесь не избегает заселения. Возрастные изменения в облике саксаула вызываются в основном деятельностью этих насекомых. Морфоанатомические особенности саксаула позволяют последовательно сменяющим друг друга группировкам насекомых существовать за его счет, не вызывая гибели дерева.

Табл. 3, илл. 7, библиогр. назв. 18.

ФИТОФАГИ В РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ

Утверждено к печати
Институтом эволюционной морфологии
и экологии животных им. А. Н. Северцова
Академии наук СССР

Редактор издательства Р. Л. Цыбульская
Художник Л. Г. Прохоров
Художественный редактор И. Ю. Нестерова
Технический редактор А. М. Сатарова
Корректор Т. В. Гурьева

ИБ № 16227

Сдано в набор 10.09.79
Подписано к печати 19.11.79
Т-18957. Формат 60×90^{1/16}
Бумага типографская № 1
Гарнитура литературная
Печать высокая
Усл. печ. л. 10,5. Уч.-изд. л. 11,6
Тираж 1450 экз. Тип. зак. 4723
Цена 1 р. 80 к.

Издательство «Наука»
117864 ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90

2-я типография издательства «Наука»
121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10